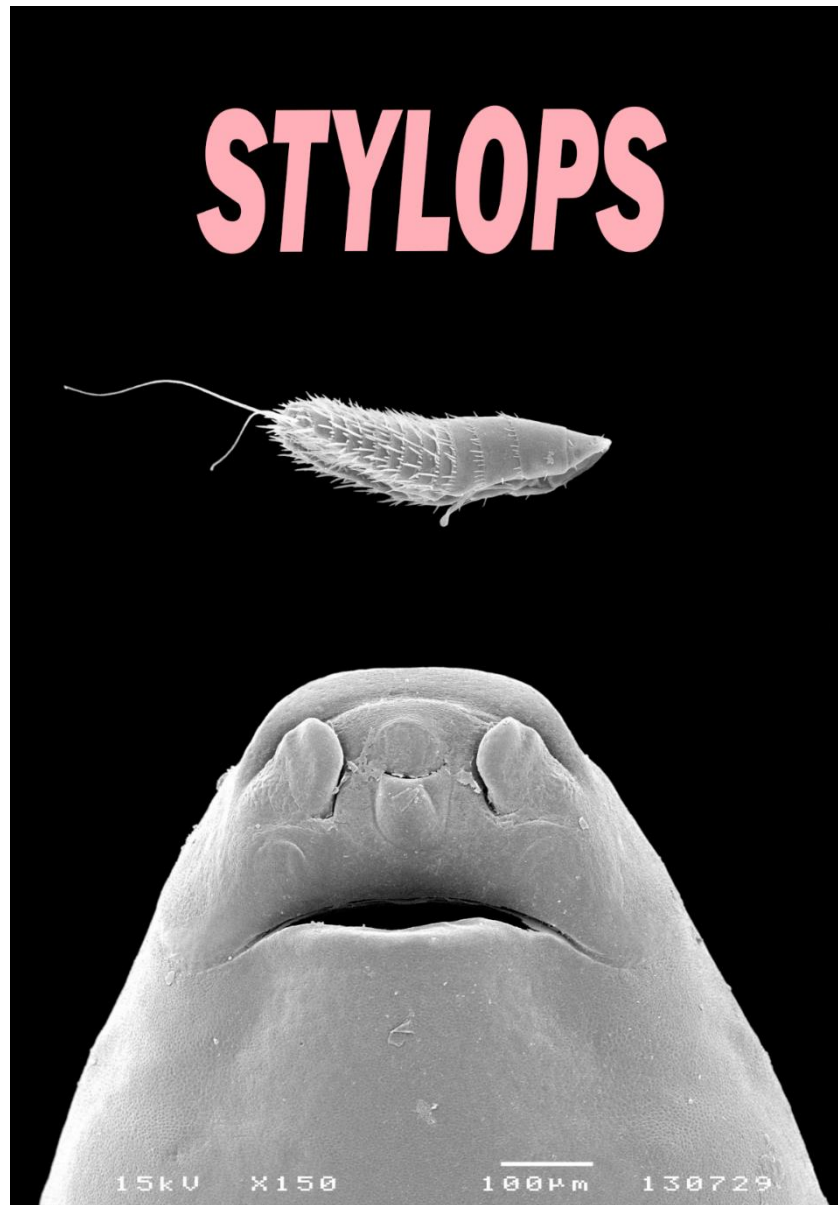


*Stylops*-kierresiipissuvun (Strepsiptera: Stylopidae) esiintyminen  
Suomessa ja naaraiden soveltuvuus lajinmääritykseen

Meri Lähteenaro

Pro gradu -tutkielma



# Sisällysluettelo

1. Johdanto .....	7
1.1 Kierresiipiset .....	7
1.2 Kierresiipisten elinkierrot .....	10
1.3 <i>Stylops</i> -suku .....	14
1.4 Aiempi tutkimus Suomessa.....	16
1.5 Tutkimuksen tavoitteet.....	17
2. Aineisto ja menetelmät .....	18
2.1 Hyönteiskokoelmat .....	18
2.2 Näytteiden keruu .....	18
2.3 Levinneisyys ja esiintymishistoria.....	19
2.4 Loisintojen yleisyys .....	20
2.5 Naaraiden irrotus isännistä.....	20
2.6 Aineiston kuvausmenetelmät .....	21
2.6.1 Kerroskuvaus .....	21
2.6.2 SEM-kuvaus.....	21
2.7 Morfologinen tarkastelu.....	22
2.7.1 Morfologisen tarkastelun aineisto.....	22
2.7.2 Naaraan rakenne ja käytetyt termit .....	23
2.7.3 Mitatut ominaisuudet .....	25
2.8 DNA-viivakoodianalyysi .....	25
2.9 Tilastolliset analyysit .....	28
3. Tulokset.....	29
3.1 Isäntälajit.....	29

3.2 Levinneisyys ja esiintymishistoria.....	30
3.2.1 Levinneisyys .....	30
3.2.2 Esiintymishistoria .....	32
3.3 Loistettujen yksilöiden osuus .....	33
3.4 Suhteelliset osuudet isäntien sukupuolien välillä .....	34
3.5 Superparasitismien yleisyys.....	35
3.6 Morfologinen aineisto .....	36
3.7 Morfologiset mittaukset .....	37
3.8 DNA-aineisto .....	39
3.8.1 Lajien määrittäminen.....	39
3.8.2 Lajien väliset geneettiset etäisyydet.....	39
4. Tulosten tarkastelu .....	41
4.1 Taksonomisen luokittelun perustelut .....	41
4.2 Vastavuus Strakan alustavaan taksonomiseen luokitteluun.....	43
4.3 Naaraiden soveltuvuus lajinmäärittämiseen.....	43
4.4 Lajien esiintymishistoria ja uhanalaisuus .....	44
4.5 Isännät useammin naaraita .....	45
4.6 Superparasitismiin vaikuttavia tekijöitä.....	46
4.7 Tulosten luotettavuus .....	47
4.8 Suomessa esiintyvät lajit.....	48
<i>Stylops thwaitesi</i> Perkins, 1918.....	48
<i>Stylops ater</i> Reichert, 1914.....	50
<i>Stylops japonicus</i> Kifune & Hirashima, 1985.....	52
<i>Stylops nevinsoni</i> .....	54
<i>Stylops spreta</i> Perkins, 1918.....	56

<i>Stylops sp. (ex Andrena fuscipes)</i> .....	58
5. Yhteenveto ja johtopäätökset .....	60
6. Kiitokset .....	60
7. Kirjallisuus .....	62
8. Liitteet .....	69

Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Koulutusohjelma – Utbildningsprogram – Degree Programme Ekologian ja evoluutiobiologian maisteriohjelma	
Tekijä – Författare – Author Meri Lähteenaro			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Stylops-kierresiipissuvun (Strepsiptera: Stylopidae) esiintyminen Suomessa ja naaraiden soveltuvuus lajinmääritykseen			
Oppiaine/Opintosuunta – Läroämne/Studieinriktning – Subject/Study track Ekologia ja evoluutiobiologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu	Aika – Datum – Month and year Toukokuu 2019	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 72	
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Kierresiipiset (Insecta: Strepsiptera) ovat toisten hyönteisten loisia, joille on tyypillistä monimutkaiset elinkierrot sekä sukupuolten äärimmäinen erilaisuus. Kierresiipisten elinkierto on kuuluu kolme sisäloistoukkavaihetta. Suurimmalla osalla kierresiipisistä ensimmäinen toukkavaihe sekä aikuiset koiraat elävät vapaina ja naaraat ovat koko elämänsä sisäloisia. Lentokykyiset koiraat muistuttavat hieman kärpäsiä, kun taas naaraat ovat toukkamaisia. Kierresiipisiä tunnetaan noin 630 laji. Lajien ulkoisen samankaltaisuuden vuoksi lajimäärä on todennäköisesti paljon suurempi. <i>Andrena</i>-suvun maamehiläisissä loisiva <i>Stylops</i>-suku on yksi suurimmista kierresiipissuvuista. Aiemmin Euroopassa on ajateltu esiintyvän vain yksi suvun laji, <i>Stylops melittae</i>, mutta DNA-menetelmiä hyödyntävä tutkimus osoitti sen olevan 30 lajin lajikompleksi. Tässä tutkimuksessa selvitin, mitkä näistä lajeista esiintyvät Suomessa. Lisäksi tarkastelin voiko meillä esiintyvien naaraiden morfologiaa hyödyntää lajinmäärityksessä, sillä koiraita tavataan äärimmäisen harvoin.</p> <p>Tutkimustani varten kävin läpi Suomen suurimpien hyönteiskokoelmien kaikki <i>Andrena</i>-isäntälajiyksilöt ja tallensin havaittujen kierresiipisten löytötiedot tietokantaan. Tein soveltuville yksilöille DNA-viivakoodianalyysin ja vertasin saatuja DNA-viivakoodeja tietokantojen viivakodeihin. Morfologisessa tarkastelussa irrotin <i>Stylops</i>-naaraat isännistä ja tarkastelin eri kuvantamismenetelmin otetuista kuvista (kerrosvalokuvaus, SEM) naaraiden rakenteiden mittoja sekä ulkonäköä. Tutkimukseni perusteella Suomessa esiintyy aiemmin luullun yhden lajin sijaan viisi <i>Stylops</i>-lajia: <i>S. thwaitesi</i>, <i>S. ater</i>, <i>S. japonicus</i>, <i>S. nevinsoni</i> ja <i>S. sprete</i>. Näiden lisäksi Suomessa esiintyy yksi todennäköisesti kuvaamaton laji. Näiden kaikkien lajien naaraat eroavat toisistaan morfologialtaan. Koostin jokaisesta lajista yhteenvedot, jotka sisältävät tietoa niiden morfologiasta, ekologiasta, levinneisyydestä sekä yleisyydestä.</p> <p>Tutkimukseni antaa arvokasta tietoa Suomen kierresiipislajistosta. Siinä tarkasteltiin ensimmäistä kertaa <i>Stylops</i>-suvun esiintymistä nykyisen taksonomisen luokittelun mukaisesti Suomessa. Tutkimukseni antoi lisätietoa <i>Stylops</i>-lajien esiintymisalueista. <i>Stylops japonicus</i> esiintyy aiemmista tiedoista poiketen myös Euroopassa. Lisäksi se antoi uutta tietoa usean lajin isäntälajisuhteista. Monia aineistoni <i>Andrena</i>-isäntälajeja ei olla yhdistetty aiemmin tiettyihin kierresiipislajeihin. Kierresiipisiin keskittynyttä tutkimusta ei ole ollut pitkään aikaan Suomessa. Tutkimusta varten keräämääni aineisto toimii hyvänä pohjana tulevaisuuden tutkimuksille. Tuloksia hyödynnettiin Suomen uhanalaisten eliöiden arvioinnissa 2019, jonka mukaan kaksi <i>Stylops</i>-lajeista ovat uhanalaisten lajien punaisella listalla.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Strepsiptera, kierresiipiset, morfologia, parasitoidit, DNA-viivakoodaus, <i>Stylops</i> , <i>Andrena</i>			
Ohjaaja tai ohjaajat –Handledare – Supervisor or supervisors Pasi Sihvonen, Lauri Kaila			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Helsingin yliopiston digitaalinen arkisto Helda			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information Tiivistelmä suomeksi ja englanniksi			

Tiedekunta – Fakultet – Faculty Faculty of Biological and Environmental Sciences		Koulutusohjelma – Utbildningsprogram – Degree Programme Master's Programme in Ecology and Evolutionary Biology	
Tekijä – Författare – Author Meri Lähteenaro			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Twisted-wing parasitoid genus <i>Stylops</i> (Strepsiptera: Stylopidae) in Finland and the suitability of adult female morphology for species identification			
Oppiaine/Opintosuunta – Läroämne/Studieinriktning – Subject/Study track Ecology and Evolutionary Biology			
Työn laji – Arbetets art – Level Master's degree thesis	Aika – Datum – Month and year May 2019	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 72	
Tiivistelmä – Referat – Abstract  <p>Twisted-winged parasitoids (Insecta: Strepsiptera) are parasites of other insects, which are characterized by complex life cycles and extreme sexual dimorphism. They have three endoparasitic larval stages. In most Strepsiptera only the motile first instar larvae and adult males are free living whereas the adult females are endoparasites during their entire life. The winged males slightly resemble flies, while females are neotenic. Around 630 extant Strepsiptera species are known but this is probably an underestimation since many species are cryptic. The genus <i>Stylops</i>, parasitoids of mining bees of genus <i>Andrena</i>, is one of the biggest genera of Strepsiptera. Until recently it was thought that only one species, <i>Stylops melittae</i>, occurs in Europe. Studies using DNA-methods revealed that it is in fact a species complex of 30 species. This study investigated which of these species occur in Finland. In addition, it was examined if the female morphology of the species could be used in species identification, since males are rarely found.</p> <p><i>Andrena</i> host specimens were examined from three major entomological collections and the collecting data of the observed <i>Stylops</i> was recorded to a database. Suitable specimens were DNA barcoded and the acquired DNA barcodes were compared for the ones in databases (BOLD, GenBank). The females were separated from their hosts and photographed for the morphological examination using different imaging methods (focus stacking, SEM). Based on this study there are five species of <i>Stylops</i> in Finland instead of one as previously thought: <i>S. thwaitesi</i>, <i>S. ater</i>, <i>S. japonicus</i>, <i>S. nevsoni</i> and <i>S. sprete</i>. In addition, there is one species, which is most likely undescribed. All females of these species can be identified based on their morphology. The results include summaries of each species containing information about their morphology, ecology, distribution and abundance.</p> <p>This study gives valuable new information about the twisted-winged parasitoids in Finland. The occurrence of the genus <i>Stylops</i> in Finland based on current taxonomy was examined for the first time. The study gave novel information about the distributions of <i>Stylops</i>-species. Deviating from previous information <i>Stylops japonicus</i> is also found in Europe. Furthermore, the study revealed new information about the host-parasite relationships of the species. Many of the <i>Andrena</i> host species had not been associated with certain <i>Stylops</i> species before. There has not been research focusing on Strepsiptera in Finland for a long time. The material collected for this study works as a good foundation for the possible future studies in Finland. The results were used in the 2019 Red List assessment and two of the <i>Stylops</i> species were in the Red List of threatened species.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Strepsiptera, morphology, parasitoids, DNA-barcoding, <i>Stylops</i> , <i>Andrena</i>			
Ohjaaja tai ohjaajat –Handledare – Supervisor or supervisors Pasi Sihvonen, Lauri Kaila			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Digital Repository of the University of Helsinki HELDA			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information Abstract in Finnish and in English			

# 1. Johdanto

## 1.1 Kierresiipiset

Kierresiipiset (Strepsiptera) ovat täydellisen muodonvaihdoksen läpikäyviä eli **holometabolisia** toisten hyönteisten loisia, joiden elinkierto on kuuluu kolme sisäloistoukkavaihetta (Kathirithamby 2018a). Kierresiipisillä on isäntiä seitsemästä eri hyönteislahkosta (Diptera, Blattodea, Hemiptera, Hymenoptera, Mantodea, Orthoptera ja Zygentoma) ja niiden sisällä 35 eri suvusta.

Monien muiden loisten tavoin kierresiipiset muokkaavat isäntiensä elintoimintoja, ulkonäköä sekä käyttäytymistä. Vaikka kierresiipiset eivät tapa isäntäänsä, lasketaan ne parasitoideiksi, sillä ne kastroivat isäntänsä tehden sen lisääntymiskyvyttömäksi. Parasitoidit on perinteisesti jaettu **idiobiontteihin** ja **koinobiontteihin**. Idiobiontit pysäyttävät heti isäntänsä kehityksen munimisen jälkeen, kun taas koinobiontit antavat isäntänsä kehittyä pidemmälle. Kierresiipisiä ei voi kuitenkaan sijoittaa kumpaankaan näistä parasitoidityypeistä, sillä ne antavat isäntänsä kehittyä loppuun asti aikuiseksi, ja joskus jopa pidentävät isäntänsä elinikää (Kathirithamby 2009). Tämän takia on ehdotettu termiä **macrynobiontti** (Kreikan sanoista macryno, ”pidentää” ja bios, ”elämä”) kuvaamaan kierresiipisten loisimistapaa. Kierresiipisillä esiintyy **superparasitismia**, jolloin useampi samaan lajiin kuuluva loisyksilö loisii samassa Isännässä (Kuva 1). Isännän koko suhteessa kierresiipisiin vaikuttaa siihen, montako loista samassa isännässä voi olla. Loiset voivat olla koiraita tai naaraita.



Kuva 1. Stylopoitu *Andrena lapponica*. Superparasitoidussa isännässä näkyy sekä *Stylops*-naaraan eturuumis (vasemmalla) että koiraan kotelo (oikealla).

Kuva: Meri Lähteenaro.

Kierresiipiset vaikuttavat isäntänsä ulkonäköön vaihtelevasti eri isäntälahkoissa. Usein muutokset kuitenkin kohdistuvat sukupuoliominaisuuksiin. Kaskailla (Hemiptera) muutosten on todettu olevan suurempia koirailta (Lindberg 1939). Loisitujen koiraiden sekundaariset sukupuoliset piirteet ovat surkastuneita tai kokonaan kadonneet, jolloin ne muistuttavat ulkoisesti naaraita. Pistiaisillä (Hymenoptera) kierresiipisloisinta aiheuttaa sukupuolten ulkoisten piirteiden sekoittumista (Pérez 1886, Pierce 1909). Nämä muutokset usein suurempia naarailta. Sekasukupuolisuus, sekä isännän mahdolliset värimuutokset karvoituksessa, voivat hankaloittaa isäntälajien määrittystä (Salt 1927, 1931). Ulkonäön muutokset voivat vaikuttaa myös loisitun isännän sosiaaliseen asemaan aitososiaalisilla hyönteisillä. Paperiampiaisilla (Polistinae) naaman kuviointi vaikuttaa yksilön kilpailukykyyn. Mitä rikkonaisempaa naaman musta kuviointi on, sitä helpommin ne alistavat kilpailijansa (Tibbetts & Dale 2004). Kierresiipisloisinnan on todettu vähentävän kuvioinnin rikkonaisuutta ja siten loisitun yksilön sosiaalista asemaa (Tibbetts *et al.* 2011). Kierresiipisten vaikutukset isännän käyttäytymiseen ovat moninaisia. Muurahaisilla loisinnan on havaittu johtavan sosiaalisten vaistojen menetykseen (Ogloblin 1939). Loisitut yksilöt lähtevät pesästä ja hakeutuvat usein korkealle ruohonkorsiin tai pensasiin. Loisitut paperiampiaisnaaraat hylkäävät pesänsä ja muodostavat epätavalliseen aikaan parvia (Hughes *ym.* 2004), minkä on ajateltu edistävän kierresiipisten parittelua.

Kierresiipisten fylogenia eli polveutumishistoria oli pitkään suuri mysteeri. Sitä onkin yleisesti kutsuttu ”kierresiipisten arvoitukseksi” (Kristensen 1981). Ensimmäinen tieteelle kuvattu kierresiipinen luokiteltiin vuonna 1793 ahmaspistiaisiin (Ichneumonidae, Hymenoptera), minkä jälkeen tämä pieni hyönteislahko on historiansa aikana ehtinyt kuulua esimerkiksi kaksisiipisiin (Diptera), kovakuoriaisiin (Coleoptera) ja verkkosiipisiin (Neuroptera) (Pohl & Beutel 2013). Vasta molekyylietekniikoiden kehitys on mahdollistanut arvoituksen ratkaisemisen. Nykytiedon mukaan kierresiipiset luokitellaan kovakuoriaisten (Coleoptera) sisaryhmäksi (Niehuis *ym.* 2012). Kierresiipisten lahko koostuu kahdesta alalahkosta, Mengenillidia ja Stylopidia (Kuva 2). Stylopidia on nykyäskäityksen mukaan monofyleettinen ryhmä, eli koostuu yhden kantamuodon jälkeläisistä. Siihen kuuluu 97 prosenttia tunnetuista kierresiipislajeista (Pohl & Beutel 2008). Stylopidia koostuu Corioxenidae-heimosta sekä osalahkosta Stylopidiformia, johon luokitellaan loput nykyisistä seitsemästä heimosta (McMahon *ym.* 2011). Kaikkiaan kierresiipisheimoja tunnetaan 15, joista viisi on kuollut sukupuuttoon. Suomessa esiintyvä kierresiipislajisto luokitellaan kolmeen heimoon: Elenchidae, Halictophagidae ja Stylopididae (Pekkarinen &



Raatikainen 1973, Pekkarinen 1984). Kuvattuja kierresiipislajeja on maailmanlaajuisesti yhteensä noin 630, mutta tämä luku on luultavasti aliarvio, sillä kryptisyys – eli lajien ulkoinen samankaltaisuus – on yleistä kierresiipisillä.

## Strepsiptera

†Protoxenidae Pohl ym., 2005

†Phthanoxenidae Engel & Huang, 2015

†Kinzelbachillidae Pohl & Beutel, 2016

†Cretostylopidae Kathirithamby & Engel, 2014

†Mengeidae Pierce, 1908

Bahiaxenidae Bravo ym., 2009

### Mengenillidia Kinzelbach

Mengenillidae Hofender, 1910

### Stylopidia Kinzelbach

Corioxenidae Kinzelbach, 1970

### Stylopiformia Kinzelbach

Myrmecolacidae Saunders, 1872

Lychnocolacidae Bohart, 1951

Stylopidae 1813 Kirby

*Stylops* Kirby, 1802

Xenidae Saunders, 1872

Bohartillidae Kinzelbach, 1969

Elenchidae Perkins, 1905

Halictophagidae Perkins, 1905

† Kuollut sukupuuttoon

Lahko

Alalahko

Osalahko

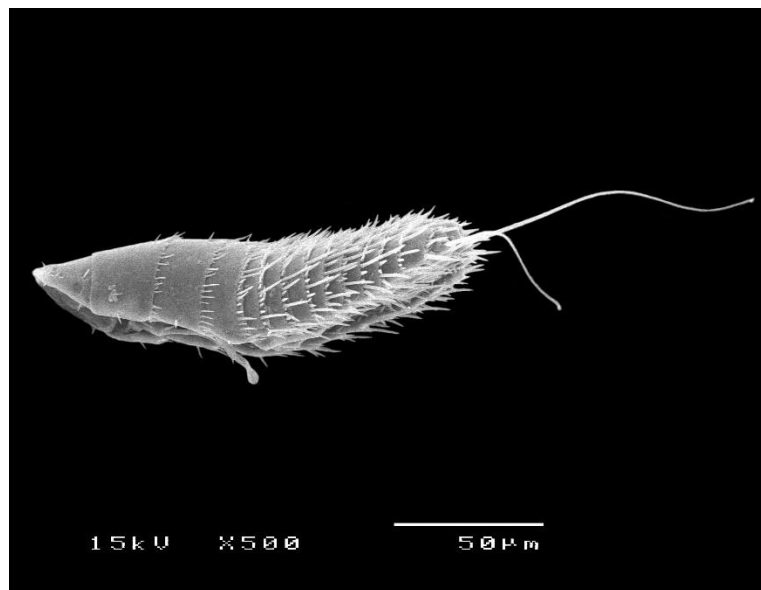
Heimo

Suku

Kuva 2. Kierresiipisten hierarkkinen luokittelu. Muokattu alkuperäisestä Kathirithamby 2018a.

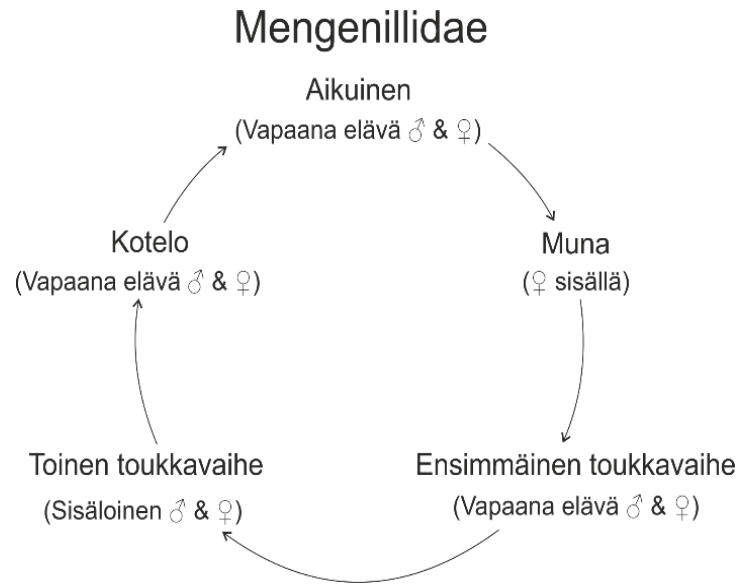
## 1.2 Kierresiipisten elinkierrot

Kierresiipiset hedelmöityvät traumaattisen hedelmöityksen kautta. Traumaattisessa hedelmöityksessä koiras lävistää naaraan eturuumiin kuoren paritteluelimensä kärjellä, ja siirtää siittiönsä suoraan naaraan hemokeeliin. Siellä siittiöt siirtyvät **hemolymfassa** (niveljalkaisten avoimessa verenkierrossa syntyvä kudostesteen ja veren sekoitus) irtonaisina oleviin munasoluihin, ja hedelmöittää ne (Kathirithamby 1989). Kierresiipiset ovat **viviparisia** eli niiden toukat kuoriutuvat jo naaraan sisällä. Munista kuoriutuneet liikkumiskykyiset ensimmäisen toukkavaiheen planidium-toukat (monikossa planidia, Kuva 3) purkautuvat ulos naaraasta ja etsivät itselleen isännän käyttäen usein muita hyönteisiä kulkuvälineinä. Tällaista leviämistapaa kutsutaan **foreettiseksi leviämiseksi**. Isännän löytymisen jälkeen kaikilla kierresiipisillä on kolme sisäloisintavaihetta (Kathirithamby 1989). Näiden vaiheiden ulkoisen samankaltaisuuden vuoksi niitä kutsutaan yhdistetysti toiseksi toukkavaiheeksi (Cook 2014). Toisen toukkavaiheen aikana kierresiipiset ottavat ravinteita isännän hemokeelistä suun kautta (Rösch 1913, Kinzelbach 1966, Strambi & Strambi 1973)



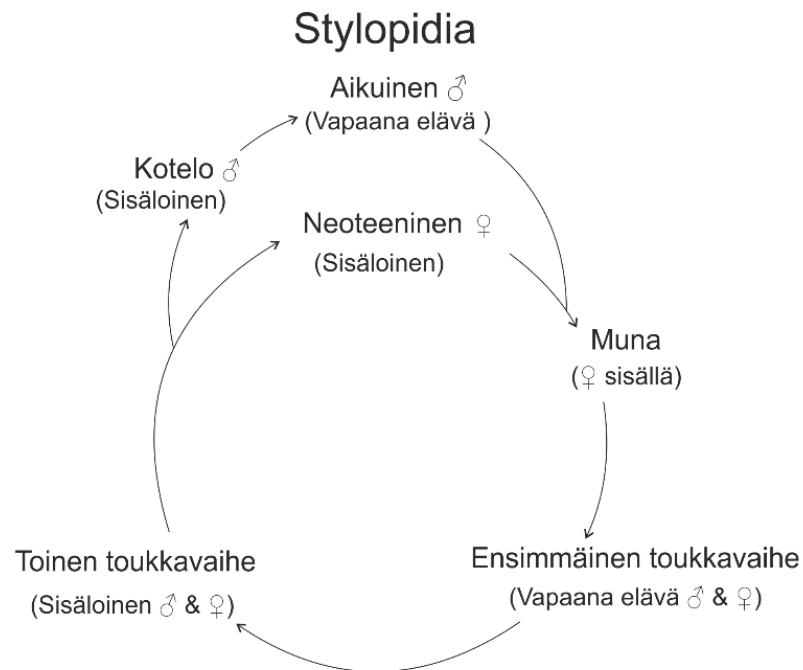
Kuva 3. Ensimmäisen toukkavaiheen liikkumiskykyinen planidium-toukka (*Stylops japonicus*). Kuva: Meri Lähteenaro.

Kierresiipisillä tunnetaan kolme erilaista elinkiertoa. Mengenillidae-heimon elinkierto on yksinkertainen (Kinzelbach 1990). Toisen toukkavaiheen lopulla heimon koiraat ja naaraat siirtyvät koteloitumaan isännän ulkopuolelle. Kuoriutuvat koiraat ja naaraat elävät



Kuva 4. Mengenillidae-heimon elinkierto. Heimon koiraat ja naaraat elävät sekä koteloina että aikuisina vapaina. Muokattu alkuperäisestä Cook 2014.

molemmat vapaana (Kuva 4). Kierresiipisten yleisin elinkiertomalli on tyypillinen Stylopodia-alalahkolle (Kuva 5). Stylopodia-alalahkossa vain ensimmäinen toukkavaihe ja aikuiset koiraat



Kuva 5. Stylopodia-alalahkon elinkierto, joka on yleisin elinkiertomalli kierresiipisillä. Vain ensimmäinen toukkavaihe ja aikuiset koiraat elävät vapaina. Muokattu alkuperäisestä (Cook 2014).

elävät vapaina (Kathirithamby 2009). Koiraat jatkavat sisäloisina vielä koteloitumiseen asti, jolloin niiden kotelonpää, **cephalotheca**, työntyy ulos isännän takaruumiin selkäkilpien välistä (Kinzelbach 1971, Kathirithamby 1989). Kuoriutumisen jälkeen vapaana elävät aikuiset koiraat elävät vain muutaman tunnin paritellakseen. Aikuiset koiraat ovat lentokykyisiä ja helposti tunnistettavissa erityisistä ”vadelmasilmistä”, haarautuvista tuntosarvista, nuijamaisiksi surkastuneista etusiivistä ja suurista viuhkamaisista takasiivistä.

Naaraat sen sijaan jatkavat koko elämänsä sisäloisina, eikä niillä ole täydellistä muodonvaihdosta. Naarailta puuttuu koteloitumisvaihe (Erezyilmaz ym. 2014) minkä seurauksena ne ovat ulkonäöltään sukukypsänäkin toukkamaisia (**neoteenisia**). Koska tällaista täydellisen muodonvaihdoksen menetystä tapahtuu vain naarailta, ajatellaan sen johtuvan panostuksesta jälkeläisten tuottoon kehityksen kustannuksella (McMahon & Hayward 2016). Tämä sukupuolten äärimmäinen ulkoinen erilaisuus eli **seksuaalinen dimorfismi** on yksi Stylopida-alalahkolle ominaisia piirteitä (Kuva 6).



Kuva 6. *Stylops ater*-koiras (vasen) ja –naaras (oikea). **Seksuaalinen dimorfismi** on yksi Stylopida-alalahkolle ominaisia piirteitä. Kuvat: Jani Järvi ja Meri Lähteenaro. Kuvankäsittely: Pekka Malinen ja Meri Lähteenaro.

Naaraiden takaruumis on toukkamaisen pehmeä ja koostuu kahdeksasta jaokkeesta (Kathirithamby 1989). Kierresiipisten poikkeava tapa luoda nahkansa vaikuttaa aikuisen naaraan rakenteeseen. Kierresiipisten ensimmäiset toukkavaiheet luovat muiden täydellisen

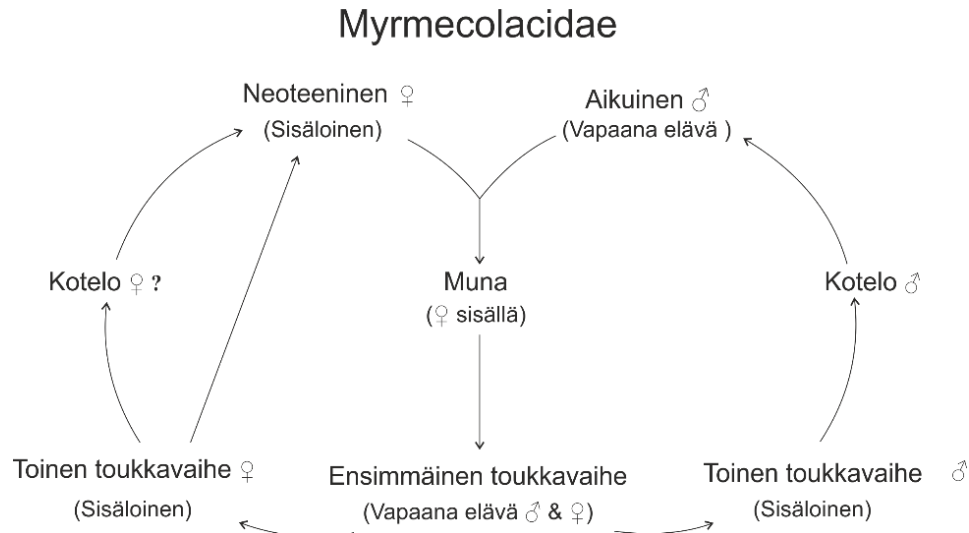
muodonvaihdoksen läpikäyvien hyönteisten tapaan normaalisti nahkansa pudottaen pois vanhan toukkanahkansa. Sen sijaan sitä seuraavissa toukkavaiheissa kutikula (selkärangattomien uloin pintakerros) irtoaa epidermistä, mutta ei varise pois (Kathirithamby 1984). Tämän seurauksena aikuista naarasta peittää sen edellisistä toukkanahoista muodostuva **puparium** (Löwe ym. 2016). Uloinna oleva kerros on toisen toukkavaiheen nahka. Sen alla sijaitsevaa kerrosta on kirjallisuudessa kutsuttu koteloitumisvaiheen nahaksi (Lauterbach 1954), mutta koska naarailla ei tapahdu varsinaista koteloitumista, termi ei ole kuvaava. Varsinainen naaras on näiden kahden kerroksen alla, eivätkä sen piirteet ole nähtävissä ulospäin ilman ulompien kerrosten irrottamista. Vaikka naarailla ei tapahdu selkeää muuntumista toukasta aikuiseksi, niiden etuosa muokkautuu yhteen sulautuneeksi pääksi ja keskiruumiksi eli **eturuumiiksi** (cephalothorax) (Cook 2014). Tämä osa on kovettunut ja työntyy ulos isännän selkäkilpien välistä, jolloin loisinta on havaittavissa ulkopäin. Kierresiipisten loisimista isännistä käytetäänkin termiä **styloporioitu** tämän Stylopodia-alalahkon ominaisuuden mukaan.

Aikuisen naaraan monet ruumiinosat ovat surkastuneita. Niiltä puuttuvat kokonaan tuntosarvet, silmät ja jalat. Hengitysaukoista kaikki muut paitsi eturuumissa sijaitseva ensimmäinen pari ovat kadonneet. Naaraat eivät syö täysikasvuisina mitään, ja peräsuoli puuttuu niiltä kokonaan. Myös naaraan lisääntymiselimet ovat vajanaiset. Munanjohtimet puuttuvat kokonaan, ja kypsät sukusolut ovat hajaantuneet hemokeeliin.

Stylopodia-alaheimon erityinen piirre on toukkanahkojen ja kotelonahan väliin muodostuva sukukanava, jota pitkin ensimmäisen toukkavaiheen planidium-toukat siirtyvät kuoriuduttuaan eturuumiissa sijaitsevan sukuaukon kautta ulos naaraasta (Löwe ym. 2016). Stylopodia-alalahkon parittelussa koiras lävistää naaraan pintakerroksen aina sukuaukon edessä olevan onkalon kohdalta (Peinert 2016).

Monimutkaisin kierresiipisten elinkierroista on Stylopodia-alalahkoon kuuluvilla Myrmecolacidae-heimon lajeilla (Kuva 7). Niillä koiraat ja naaraat eivät ainoastaan loisi eri isäntälajeissa vaan jopa eri hyönteislahkoissa (Ogloblin 1939, Kathirithamby & Hamilton 1992), mikä on hyvin harvinaista eläinkunnassa (Walter 1983). Myrmecolacidae-koiraat kehittyvät muurahaisissa (Formicidae: Hymenoptera) ja elävät aikuisina vapaina muiden Stylopodia-koiraiden tapaan (Ogloblin 1939, Kathirithamby 1989, Kathirithamby & Hamilton 1992). Naaraat ovat koko elämänsä neoteenisia suorasiipisten (Orthoptera: Tettigoniidae, Gryllidae, Mantidae) sisäloisia. Monet Myrmecolacidae-heimon elinkierron yksityiskohdista ovat vielä epäselviä.

Koiraiden ja naaraiden koteloitumisen yksityiskohdat ovat tuntemattomia, eikä tiedetä kuinka planidium-toukat siirtyvät isäntien erilaisiin elinympäristöihin naaraan elinympäristöstä.



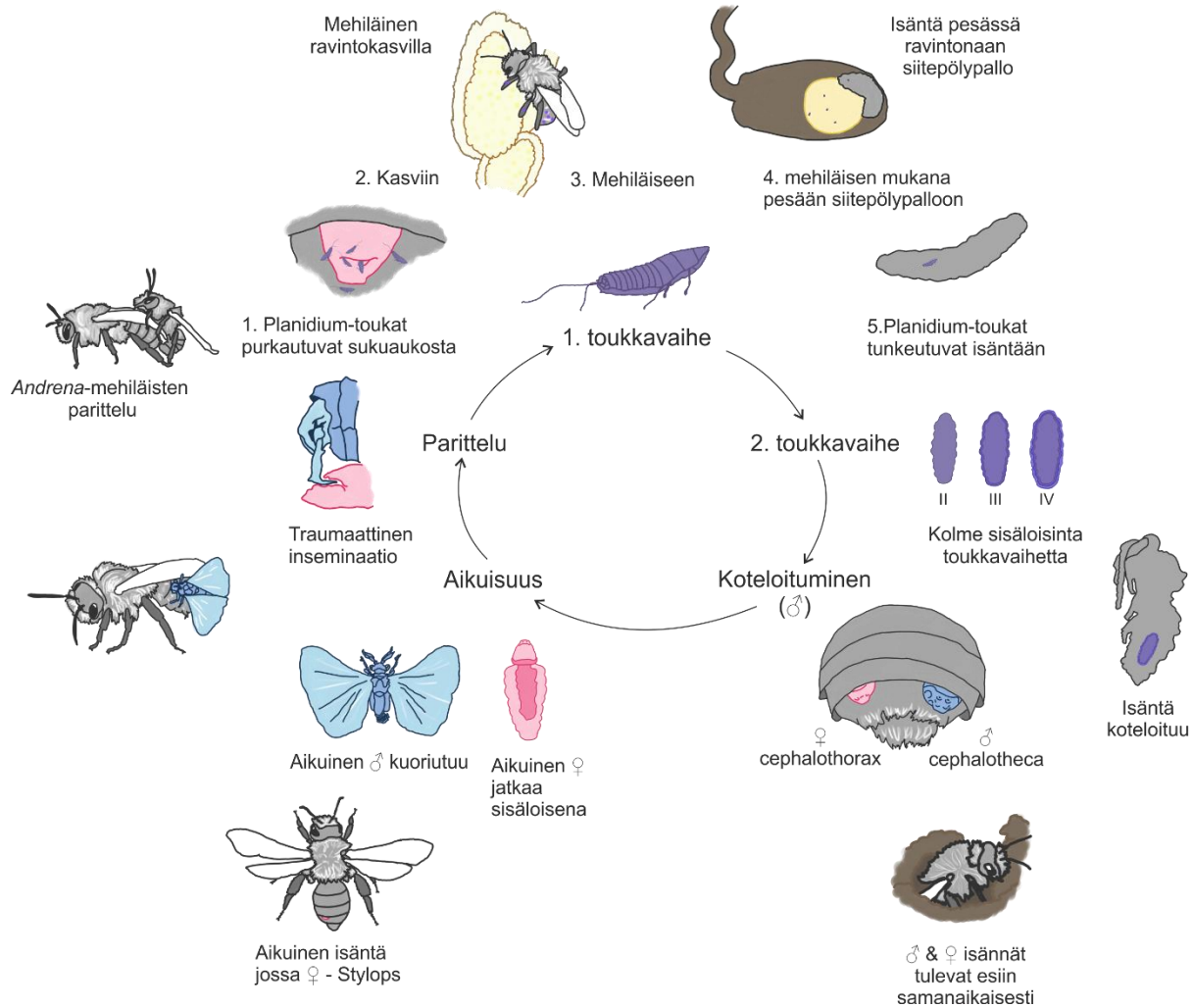
Kuva 7. Myrmecolacidae- heimon elinkierto. Koiraiden ja naaraiden isännät kuuluvat eri hyönteislahkoihin. Naaraat ovat suorasiipisten (Orthoptera) ja koiraat muurahaisten (Formicidae: Hymenoptera) loisia. Muokattu alkuperäisestä Cook 2014.

### 1.3 *Stylops*-suku

Stylopidea-alalahkon suurin suku on holarktiselle alueelle keskittynyt *Stylops*-suku (Stylopidae), josta tunnetaan noin 120 lajia. *Stylops*-suvun lajit loisivat maamehiläisissä (suku *Andrena*). Suomessa esiintyy 18 maamehiläisten alasukua ja yhteensä 40 lajia. Kierresiipisten tiedetään loisivan näistä 20:ssä (Straka ym. 2015, Kathirithamby 2018b). *Stylops*-suvun lajitaksonomia on muuttunut aikojen myötä useaan otteeseen. Alkuun jokaisesta eri isäntälajista löydetty kierresiipiset kuvattiin Euroopassa omaksi lajiksi, mutta myöhemmin kaikki lajit yhdistettiin *Stylops melittae* -lajiksi niiden ulkoisen samankaltaisuuden vuoksi. Vasta viime vuosina molekyyli tutkimusten avulla on voitu tarkastella uudelleen suvun sisäistä luokittelua ja saada selville lajien isäntäspesifisyyksiin. Jůzová ym. (2015) kyseenalaistivat tutkimuksessaan oletuksen, että Euroopassa olisi vain yksi *Stylops*-laji, joka loisisi lukuisia maamehiläislajeja. Tutkimuksessaan he tarkastelivat 130 eri isäntälajeista peräisin olevien *Stylops*-suvun kierresiipisyyksien DNA-sekvenssejä. Analyysistä selvisi, että tietty *Stylops*-laji loisisi yleensä vain yhtä tai harvaa samaan alasekseen kuuluvaa maamehiläislajia. Straka ym. (2015) tekivät

tämän tutkimuksen pohjalta *Stylops*-suvun taksonomisen uudelleenarvioinnin, jossa *Stylops melittae* -lajikompleksi jaettiin 30 lajiksi. Uuden luokittelun seurauksena monista maista ei löydy lajikohtaista tietoa esiintymisistä tai levinneisyyksistä, sillä havainnot on pitkään kirjattu vain *Stylops melittae* -nimellä.

*Stylops*-suvun elinkierto (Kuva 8) noudattaa yleistä Stylopida-alalahkon elinkiertoa. *Stylops*-suvun lajeissa on huomattavissa Stylopida-alalahkon tärkeimmät fenotyyppiset muodot,



Kuva 8. *Stylops*-suvun elinkierto. Isäntien tultessa keväällä aikuisina esiin, koiraat kuoriutuvat isännässä kiinni olevista kotoistaan ja elävät vain hetken paritellakseen sisäloisena koko elämänsä viettävän naaraan kanssa. Planidium-toukat purkautuvat naaraan suvaukosta ja odottavat isännän ravintokasvilla kyytiä mehiläisen pesään, jossa ne tunkeutuvat toukkavaiheeseen olevaan isäntään. Kolme sisäloisinta toukkavaihetta kutsutaan yhdistetysti toiseksi toukkavaiheeksi. Isännän ollessa toukkavaiheessa. *Stylops*-kierresiipisen kehitys on hidastunut. Isännän koteloituessa *Stylops*-kierresiipisten kehitys kiihtyy. Kuva: Meri Lähtenaro.

joita ovat äärimmäinen seksuaalinen dimorfismi, koiraan pitkittynyt sisäloisinta koteloitumiseen asti sekä aikuisen naaraan toukkamainen ulkomuoto (Kathirithamby 2009, McMahon ym. 2011). *Stylops*-suvun **autapomorfia** eli taksonille ainutlaatuinen piirre on naaraiden eturuumiin invaginaatio, jonka läpi koiras työntää hedelmöityksessä paritteluelimensä (Peinert 2016). Tämän pussimaisen rakenteen ajatellaan vähentävän traumaattisen hedelmöityksen haittoja naaraalle.

Parittelu tapahtuu *Stylops*-suvussa heti sen isäntien tullessa esiin pesistään keväällä. Normaalisti maamehiläisnaaraat ilmestyvät vasta koiraiden jälkeen, mutta *Stylops*-kierresiipiset muokkaavat isäntiensä käytöstä niin, että loisitut naaraat tulevat esiin samaan aikaan koiraiden kanssa (Linsley & MacSwain 1957, Straka ym. 2011). Näin hedelmöityneillä munilla on aikaa kehittyä planidium-toukiksi mehiläisten seuraavan sukupolven toukkavaiheeseen mennessä, jolloin naaras vapauttaa ne. *Stylops*-suvussa planidium-toukat odottavat kukissa, kunnes mehiläinen oletettavasti nielaisee ne meden mukana (Linsley & MacSwain 1957). Kun mehiläinen oksentaa pesässään meden siitepölypalloon, planidium-toukat vapautuvat ja pääsevät myöhemmin tunkeutumaan toukkavaiheessa olevaan isäntäänsä.

#### 1.4 Aiempi tutkimus Suomessa

Suomessa on suhteellisen pitkä kierresiipisten tutkimuksen historia. Ensimmäiset havainnot Suomesta ovat vuodelta 1866 (Mäklin). Mäklinin jälkeen seuraavat julkaisut aiheesta tulivat 1930-luvulla (Hellén 1935, Lindberg 1939), minkä jälkeen tutkimus hiipui 1960-lukuun asti, jolloin kaskas- ja pistiäistutkijat herättivät sen taas henkiin (Raatikainen 1966, 1967, Pekkarinen 1971, Raatikainen & Heikinheimo 1973). Taksonomian lisäksi tutkimuksissa käsiteltiin viljakaskailla loisivan kaskaskierresiiven (*Elenchus tenuicornis*) vaikutuksia sen isäntien morfologiaan ja kantojen vaihteluihin ja kierresiipiskoiraiden lentoaikoja. Merkittävin taksonominen julkaisu kierresiipisistä on revisio Itä-Fennoskandian kierresiipisistä (Pekkarinen & Raatikainen 1973), joka sisälsi tietoa viidestä meillä esiintyvistä lajista. Tämän jälkeen tutkimus hiljeni, ja viimeisin julkaisu aiheesta on vuodelta 1997 (Pekkarinen 1997). Muuttuneen lajiluokittelun vuoksi (Straka ym. 2015) tällä hetkellä ei ole varmaa lajitaksonomista tietoa Suomen *Stylops*-suvun kierresiipisistä.



## 1.5 Tutkimuksen tavoitteet

*Stylops*-suvun taksonomiassa ja ekologiassa on edelleen epäselvyyksiä. Tutkimuksessani pyrin täydentämään tietoa suvun esiintymisestä ja elintavoista keskittyen Suomessa esiintyviin lajeihin. Teen yhteenvedon Suomessa esiintyvien lajien levinneisyydestä, esiintymishistoriasta, loisintojen yleisyydestä sekä isäntälajeista, sillä meillä ei ole tehty aiempaa uutta lajiluokittelua vastaavaa (Straka ym. 2015) lajikohtaista tutkimusta. Koostan tuloksista Suomen *Stylops*-suvun lajilistan. Kerään tietoa hyödyntäen moderneja molekyyliomenetelmiä ja kuvantamistekniikoita. Tarkastelen myös saako Strakan ym. (2015) alustava maailman lajien luokittelu tukea aineistostani. Maailmalla *Stylops*-suvun tutkimus on aiemmin keskittynyt koiraiden tarkasteluun. Poikkeuksena Pierce (1909) tarkastelee revisiossaan kattavasti myös naaraiden mittasuhteita ja niiden hyödyntämistä lajien tunnistuksessa. Piercen taksonominen luokittelu ei kuitenkaan vastaa nykyistä luokittelua. Vasta viime vuosina myös naaraista on alettu tehdä uudestaan tarkkoja morfologisia kuvauksia (Löwe ym. 2016). Tämä on erityisen tärkeää, sillä harvoin tavattuja *Stylops*-koiraita on hyönteiskokoelmissa niukasti. Tämän takia testaan, soveltuvatko naaraiden morfologiset piirteet Suomessa esiintyvien lajien lajinmäärittelyyn. Naaraiden piirteitä voisi hyödyntää lajien tunnistukseen tilanteissa, joissa lois-isäntä –suhteet ovat epäselviä tai DNA-aineistoa ei ole saatavilla.

Tutkimuksena tavoitteena on:

1. Selvittää Suomen *Stylops*-suvun taksonomiaa ja laatia Suomen lajilista. Suomessa on aiemmin listattu esiintyväksi ainoastaan *Stylops melittae* -laji.
2. Tehdä lajikohtaiset yhteenvedot Suomessa esiintyvistä lajeista, jotka sisältävät lajien morfologiset kuvaukset, tietoa lajien levinneisyydestä, esiintymishistoriasta, isäntälajeista ja loisintojen yleisyydestä.
3. Tarkastella Suomessa esiintyvien lajien geneettisiä etäisyyksiä DNA-viivakoodien avulla.
4. Testata saako Strakan ym. (2015) alustava maailman lajien luokittelu tukea suomalaisesta aineistosta DNA- viivakoodauksen, morfologian ja ekologian pohjalta.
5. Testata riittävätkö *Stylops*-suvun naaraiden morfologiset erot lajinmäärittelyyn.

## 2. Aineisto ja menetelmät

### 2.1 Hyönteiskokoelmat

keräsin pääasiallisen aineistoni kolmesta Suomen merkittävästä hyönteiskokoelmasta: Luonnontieteellinen keskusmuseo Luomus (Helsingin yliopisto), Turun yliopiston eläinmuseo, Oulun yliopiston eläinmuseo. Ainoastaan Luomuksessa oli erillinen suppea kierresiipiskokoelma. Tarkastamani kokoelmat sisälsivät kuitenkin kattavasti *Stylops*-lajien isäntäyksilöitä muissa kokoelmien osissa ja ne antavat siten hyvän kuvan kierresiipislajien mahdollisesta esiintymisestä Suomessa.

Tarkastin kaikki Suomesta kerätyt maamehiläisnäytteet preparointimikroskoopilla Luonnontieteellisen keskusmuseon ja Turun yliopiston eläinmuseon kokoelmista. Loisinnan pystyy näkemään ulospäin elinkierronvaiheessa, jossa naaraan eturuumis tai koiraan kotelonpää työntyy ulos isännän selkäkilpien välistä. Oulun yliopiston eläinmuseon kokoelmien tarkastuksen suorittivat ohjeillani Oulun yliopiston biologian opiskelijat, ja löydetty näytteet lähetettiin minulle tarkastettaviksi. Tallensin havaitsemistani loisituista isännistä näytetiedot Suomen Lajitietokeskuksen Kotka-tietokantaan ja annoin näytteille yksilölliset tunnisteet (KZ.n). Yhteensä museoista löytyi 195 *Stylops*-naarasta yhdeksästä maamehiläislajista 171 maamehiläisyksilöstä. Määritin aiemmin määrittämättömät maamehiläiset *Field Guide to the Bees of Great Britain and Ireland*-kirjan määrityskaavan avulla. Juho Paukkunen (Luomus) tarkasti kaikkien loisittujen maamehiläisten määrittäminen. Puhuessani *Stylops*-naaraista, jotka ovat löytyneet tietystä isäntälajista, käytän merkintätapaa *Stylops* sp. ex *Andrena* x (Esimerkiksi *Stylops* sp. ex *Andrena lapponica*). Tilanteissa, joissa samasta isäntälajista on löytynyt morfologialtaan eroavia muotoja, erotan eri muodot kirjaintunnein, jotka on kirjoitettu isoin kirjaimin (esim. muoto A). Samassa isäntäyksilössä olevat kierresiipiset merkitsen Kotka-tunnuksen perään pienillä kirjaimilla (esim. KZ.1a).

### 2.2 Näytteiden keruu

Keräsin kevään ja kesän 2018 aikana uutta aineistoa paikoista, joissa on aiemmin löydetty *Stylops*-suvun loisimia mehiläisiä tai jotka olivat sopivia mahdollisten isäntien elinympäristöiksi. Pyydystin maamehiläisiä hyönteishaavilla sekä kelta- ja sinilautasansoilla Uudeltamaalta,

Ahvenanmaalta sekä Etelä-Savosta. Asetin lautasansoja Uudenmaan alueella viidelle eri paikkakunnalle, Ahvenanmaalla kolmelle ja Etelä-Savossa yhteen. Pidin lautasansoja paikallaan 1–2 vuorokautta kerrallaan sääolojen mukaisesti. Tämän lisäksi keräsin kaikissa eliömaakunnissa näytteitä lukuisista eri paikoista hyönteishaavilla. Maamehiläisiä pyydetyistä näytteistä oli 83.

Keräsin pyydettyt yksilöt 96 % etanoliin ja tarkastin mikroskoopilla, oliko niissä ulkoisesti havaittavissa loisintaa. Avasin osista mehiläisistä takaruumiin varhaisemmassa kehitysvaiheessa olevien *Stylops*-kierresiipisten löytämiseksi, mutta yksikään keräämäni maamehiläinen ei ollut loisittu.

### 2.3 Levinneisyys ja esiintymishistoria

Käytin suomalaisista museoista keräämiäni havaintotietoja *Stylops*-lajien levinneisyyden ja esiintymishistorian selvittämiseen. Jätin pois määrityksestä näytteet, joiden löytöpaikkoja ei ollut kirjattu. Tein havaintokartat R-ohjelmassa Sampsa Lommin kehittämällä koodilla. Koodi merkitsee yhtenäiskoordinaatisto (YKJ) -muotoiset havainnot Suomen kartalle ja mahdollistaa myös löytövuosien merkitsemisen eri symbolein. Karttaan on rajattu eliömaakunnat (Kuva 9). Eliömaakunnat jakavat Suomen eliömaantieteellisiin kokonaisuuksiin vuoden 1930 kuntarajojen



Kuva 9. Suomen eliömaakunnat Kuva: Meri Lähteenaro.

mukaisesti. Eliömaakuntia käytetään yleisesti Suomessa levinneisyysalueen esittämisessä. Tein arvioni levinneisyysalueista syntyneiden karttojen pohjalta. Tarkastelin esiintymishistoriaa myös Excel-ohjelmalla tehdyillä viivadiagrammeilla. Aineistossa oli paljon puutteellisesti etiketöityjä näytteitä, joista puuttui löytövuosi. Kaikki nämä näytteet olivat kerääjien nimien sekä etikettien ulkonäön perusteella kerätty vuosina 1900–1950, minkä takia 1900-luvun alkupuolen havainnot on kirjattu muita vuosikategorioita laajemmin.

Tarkastelin ensin koko *Stylops*-suvun esiintymistä ja esiintymishistoriaa Suomessa. Sen jälkeen jaoin aineiston ryhmiin todennäköisten isäntäsuhteiden mukaan. Jako perustui Strakan ym. (2015) alustavaan luokitteluun, henkilökohtaiseen kommunikaation Jakub Strakan kanssa sekä aiemmin tekemäni DNA-viivakoodauksen tuloksiin. Osasta *Stylops*-lajeista tiedetään, mitä *Andrena*-alasukua ne loisivat. Samaan alasukuun kuuluvilla lajeilla voi kuitenkin olla myös omat vain tiettyihin lajeihin erikoistuneet *Stylops*-lajit. Suomessa *Micrandrena*-, *Melandrena*-, ja *Taeniandrena*-alasukujen lajeja loisii luultavasti vain yksi *Stylops*-laji kumpaakin. Sen sijaan *Andrena*-alasukuun kuuluvia isäntälajeja loisii useampi *Stylops*-laji. Tämän takia tarkastelin *Andrena fucata*- ja *Andrena lapponica* -lajien loisintoja erikseen.

## 2.4 Loisintojen yleisyys

Laskin kokonaisuksilömäärät Luonnontieteellisen keskusmuseon maamehiläislajeista ja laskin loisittujen yksilöiden suhteen loisimattomiin. Määritin loisittujen maamehiläisten sukupuolet ja laskin loisittujen naaraiden ja koiraiden osuudet kokonaismäärästä lajeittain sekä koko aineistossa. Taltioin *Stylops*-naaraiden määrät kussakin isännässä ja laskin superparasitismien yleisyyden kunkin lajin kohdalla sekä yhdistetysti koko aineistossa.

## 2.5 Naaraiden irrotus isännistä

Pehmensin loisittujen maamehiläisten takaruumiita 80 °C vesihöyryssä kaksi tuntia. Pehmennuksen jälkeen avasin isännän takaruumiit toiselta puolelta mikrosaksilla ja irrotin naaraat varovasti pinseteillä. Poistin osasta naaraista pupariumin pehmentämällä näytteitä uudestaan 80 °C vesihöyryssä pehmitysastiassa ja vetämällä sen jälkeen pupariumin irti pinseteillä. Säilöin naaraat joko glyserolikapseliin tai 70 % etanoliin jatkokäsittelyjen tarpeiden mukaan.

## 2.6 Aineiston kuvausmenetelmät

### 2.6.1 Kerroskuvaus

Otin kerrosvalokuvat morfologiseen tarkasteluun sisältyvistä näytteistä Canon EOS 5Ds digitaalisella SLR (Single-Lens Reflex) kameralla. Isännistä otin kuvat 2-4-kertaisella suurennoksella ja lähikuvat niissä kiinni olevista naaraista 5-kertaisella suurennoksella. Irrotetuista naaraista otin kuvat 5-kertaisella suurennoksella kylki-, selkä- ja vatsapuolelta. Kuvasin lähikuvat pupariumista ja naarasta samalla kameralla, johon oli kiinnitetty makropalje (Canon autobellows) ja siihen 10-kertaisesti suurentava objektiivilinssi. Otin lähikuvat kylki-, selkä- ja vatsapuolelta. Otin keskimäärin 100-kuvaa kohdetta kohden. Kerroskuvien yhdistämiseen käytin Zerene Stacker-ohjelmaa ja kuvien muokkaukseen Paint Shop Pro- sekä Adobe Photoshop-ohjelmia.

### 2.6.2 SEM-kuvaus

Otin pyyhkäisyelektronimikroskooppikuvat (Scanning Electron Microscope, SEM) neljästä naaraasta. Nämä olivat peräisin kolmesta isäntälajista (*Andrena lapponica*, *A. fuscipes*, *A. minutuloides*).

Säilytin SEM-kuvattavia naaraita irrotuksen jälkeen 70 % etanolissa. Kuivasin näytteet kuvausta varten etanolisarjassa (80 % ja 90 %), kussakin vahvuudessa tunnin. Tämän jälkeen näytteet siirrettiin 96 % etanoliin. Ennen kuvausta näytteitä kuivattiin vielä viisi minuuttia absoluuttisessa etanolissa ja viisi minuuttia asetonissa.

Liimasin kuivatut naarat tekemääni erityiseen kuvausalustaan kynsilakalla. Alusta mahdollistaa näytteiden kuvaamisen eri kulmista. Kiinnitin alustan kuvausnapissa olevaan johtavaan hiiliteippiin. Päällystin näytteet kultauslaitteella (SEM coating unit PS3; BIORAD). Kaikkia näytteitä suihkutettiin kultasuihkulla 110 sekuntia päältä 1800 pascalin paineessa. Naaraita suihkutettiin vielä ylimääräiset 70 sekuntia sivulta tasaisen kultauksen saavuttamiseksi. Kuvasin näytteet pyyhkäisyelektronimikroskoopilla (JSM- 5200 Scanning microscope; Jeol) 20 kilovoltin kiihdytysjännitteellä ja 20 millimetrin työskentelyetäisyydellä. Kuvausohjelmana käytin Semafore 5.01:tä.

## 2.7 Morfologinen tarkastelu

Tutkimuksessani tutkin yksilöitä vertailevan morfologian avulla. Vertasin yksilöiden samasyntyisiä rakenteita (**homologioita**) toisiinsa löytääkseni eroja ja samankaltaisuuksia, jotka soveltuvat diagnostisiksi tuntomerkeiksi.

### 2.7.1 Morfologisen tarkastelun aineisto

Otin mukaan morfologiseen tarkasteluun yhteensä 37 naarasta (Taulukko 1). Näistä 29 on kerätty Suomesta. Suomesta on löytynyt vain yksi stylopisoitu *Andrena fuscipes* -maamehiläinen ja siksi otin morfologiseen tarkasteluun kaksi nykyisen Venäjän alueelta kerättyä *Stylops*-naarasta, joiden isäntänä oli *A. fuscipes*. Tarkastelussa mukana oleva *Andrena minutuloides* -mehiläisestä löytynyt naaras on ainoa tästä isäntälajista Suomesta löytynyt *Stylops*-yksilö. Sain *Melandrena*- ja *Andrena*-alasukuja loisivien naaraiden vertailukohdaksi Tarton yliopistosta (University of Tartu, TUZ) yhteensä 6 naarasta. *Andrena lapponica*-lajista löytyneitä naaraita on mukana enemmän kuin muita kierresiipisnaaraita, sillä lajin lois-isäntä –suhde on puutteellisesti tunnettu.

Taulukko 1. Morfologisen tarkastelun aineisto museoittain.

Isännät		Stylops- naaraiden lukumäärä		
Alasuku	<i>Andrena</i>	LUOMUS	TUZ	Yhteensä
	<i>Andrena fucata</i>	5	1	6
	<i>A. lapponica</i>	11	4	15
Alasuku	<i>Cnemiandrena</i>			
	<i>Andrena fuscipes</i>	2		2
Alasuku	<i>Melandrena</i>			
	<i>Andrena cineraria</i>	3	0	3
	<i>A. vaga</i>	3	1	4
Alasuku	<i>Micrandrena</i>			0
	<i>Andrena minutuloides</i>	1	0	1
Alasuku	<i>Taeniandrena</i>			
	<i>Andrena gelriae</i>	1	0	1
	<i>A. intermedia</i>	1	0	1
	<i>A. wilkella</i>	4	0	4
Yhteensä		31	6	37

\_ nyk. Venäjän puolelta

TUZ - University of Tartu

LUOMUS - Luonnontieteellinen keskusmuseo

## 2.7.2 Naaraan rakenne ja käytetyt termit

Puhuessani naaraasta tarkoitan yksinkertaisuuden vuoksi naaraan ja sen edellisten toukkanahkojen (puparium) muodostamaa kokonaisuutta. Naaras-kokonaisuuden ulkoiset tuntomerkit ovat tarkalleen ottaen sen toisen toukkanahan tuntomerkkejä. Kuitenkin usein kirjallisuudessa naaraiden tuntomerkeillä viitataan juuri näihin piirteisiin. Keskityn naaraan ventraali- eli vatsapuolen piirteisiin.

Naaras on kiinnittynyt isäntään vatsapuoli ylöspäin. Sen dorsaali- eli selkäpuoli on vasten isännän selkäkilpiä ja vailla erityisiä piirteitä. Käytetyt termit noudattavat Lauterbachin (1954) ja Löwen ym. (2016) käyttämiä termejä, jotka olen soveltuvien osin kääntänyt suomeksi (Taulukko 2). *Stylops*-suvun naaraat koostuvat kitisoituneesta eturuumiista ja pehmeästä takaruumista (Kuva 10). Eturuumis muodostuu yhteensulautuneesta päästä, keskiruumiista ja osasta takaruumiin ensimmäistä jaoketta. Päässä erottuu surkastunut alahuuli sekä ala- ja yläleuat (Kuva 11). Yläleuoissa on pieni hammas. Suuaukko erottuu selkeästi alahuulen etupuolella. Suuaukon

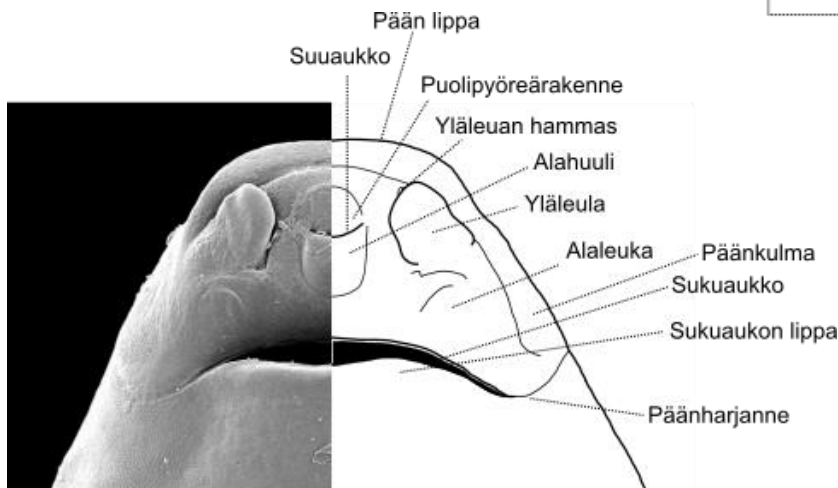
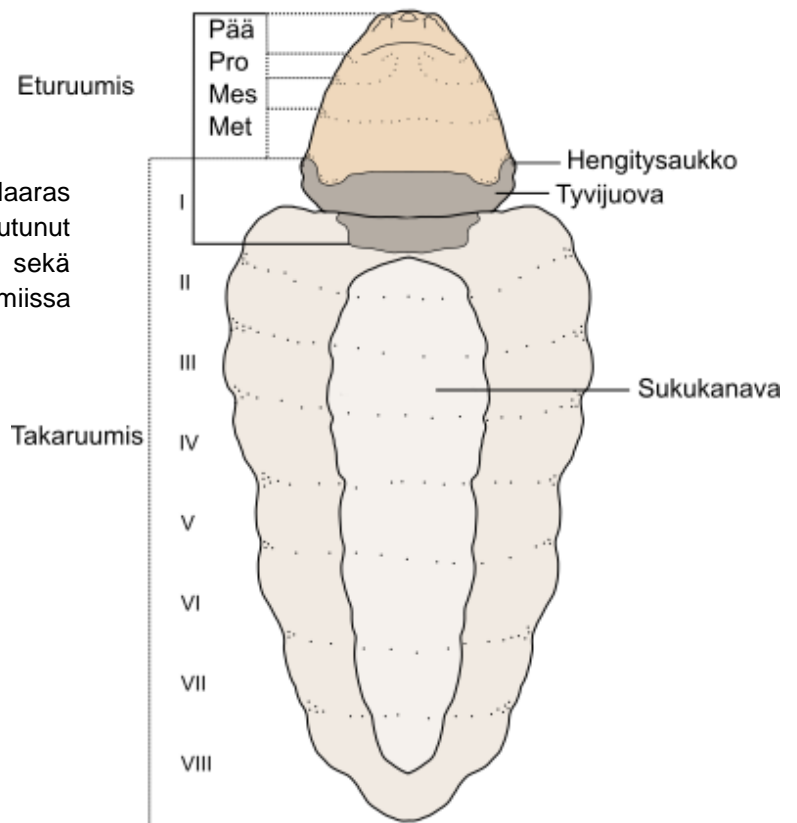
Taulukko 2. Käytettyjen termien lyhenteet ja suomenkieliset käännökset.

Lyhenne	Rakenne	Suomi
Ce	cephalothorax	eturuumis
P	caput	pää
Pro	prothorax	
Mes	mesothorax	
Met	metathorax	
Sp	spiraculum	hengitysaukko, spiraakkeli
PL		pään lippa
SuA		suuaukko
La	labium	alahuuli
	labrum	ylähuuli
PR		puolipyöreärakenne
Mnb	mandibula	yläleuka
MH		yläleuan hammas
Mx	maxilla	alaleuka
TJ		tyvijuova
SA	apertura canalis profeli	suuaukko
SK	canalis profiler	sukukanava
SL		suuaukon lippa
Pk		päänkulma
Ph		päänharjanne
Ab	abdomen	takaruumis
I-VIII		takaruumiin jaokkeet I -VIII

etupuoolella on puolipyöreä rakenne, jonka homologiasta ei ole varmaa tietoa. Sen on arveltu olevan surkastunut **labrum** eli ylähuuli. Keskiruumisissa on erotettavissa pro-, meso- ja metathoraxin rajat. Naaraan ainoat hengitysaukot sijaitsevat eturuumiin reunoilla lähellä keskiruumiin ja takaruumiin ensimmäisen jaokkeen rajaa. Eturuumiin takaosassa on useilla lajeilla tummemmin pigmentoitunut tyvijuova. Naaraan takaruumis on eturuumiiseen kuuluvaa osuutta lukuun ottamatta pehmeän toukkamainen. Se koostuu kahdeksasta jaokkeesta. Takaruumiin vatsapuolella on erotettavissa sukukanava pussimaisena rakenteena.

Kuva 10. *Stylops*-naaraan rakenne vatsapuolelta. Naaras koostuu kitisoituneesta eturuumiista (yhteensulautunut pää, keskiruumis ja osa takaruumiin 1. jaokkeesta) sekä pehmeästä säkkimäisestä takaruumiista. Takaruumiissa on kahdeksan jaoketta.

Kuva: Meri Lähteenaro.



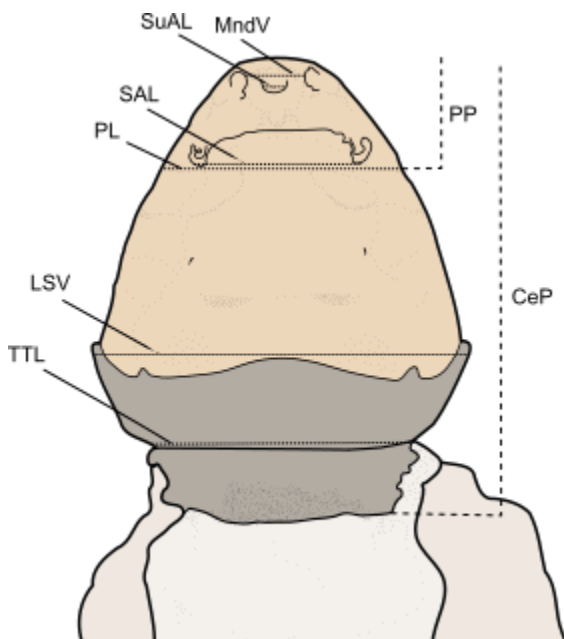
Kuva 11. Lähikuva *Stylops*-naaraan eturuumiin vatsapuolelta. Monet rakenteet ovat surkastuneet, eikä niiden homologiasta ole varmaa tietoa.

Kuva: Meri Lähteenaro.



### 2.7.3 Mitatut ominaisuudet

Mittasin naaraista otetuista kerrosvalokuvista Image J-ohjelmalla eri rakenteiden pituuksia (Kuva 12), jotka ovat esiintyneet aiempien tutkimusten naaraiden kuvauksissa. Koska naaraan koko vaihtelee sen isännän koon mukaan, vertailin mitattujen rakenteiden suhteita toisiinsa. Laskin aineistosta hengitysaukkojen välin suhteen eturuumiin pituuteen, pään leveyden ja pituuden suhteen, sukaaukon leveyden suhteen pään leveyteen sekä hengitysaukkojen etäisyyden suhteen yläleukojen etäisyyteen.



#### Mitatut ominaisuudet

##### Lyhenne

CeP	eturuumiin pituus
PP	pään pituus
PL	pään leveys
LSV	leveys hengitysaukkojen välillä
SAL	sukaaukon leveys
MndV	yläleukojen väli
SuAL	sukaaukon leveys
TTL	takaruumiin tyven leveys
SuAL/PL	sukaaukon leveys/päänleveys
LSV/MndV	leveys hengitysaukkojen välillä/yläleukoje
CeP/LSV	eturuumiin pituus/leveys hengitysaukkojen välillä

Kuva 12. *Stylops*-naaraista mitatut ominaisuudet morfologisissa tarkasteluissa ja lyhenteiden selitykset.  
Kuva: Meri Lähteenaro.

## 2.8 DNA-viivakoodianalyysi

Jotta pystyin vertaamaan aineistoa aiempiin *Stylops*-suvun lajiluokittelua koskeviin tutkimuksiin (Jůzová 2015, Straka ym. 2015), tein osalle näytteistä DNA-viivakoodianalyysin. Menetelmä pohjautuu mitokondriaalisen geenin sytokromi c oksidaasi I (COI) -sekvensseihin (Hebert ym. 2003b, a). Sekvenssit koostuvat noin 650 emäsparista ja niiden on todettu toimivan hyvin lajintunnistuksessa. Sekvenssien välisistä etäisyyksistä voidaan saada vihjeitä yksilöiden välisistä sukulaisuussuhteista. DNA-viivakoodaus on erityisen hyödyllistä kryptisten kierresiipisten taksonomiassa.

Keräsin DNA-viivakoodausta varten eri isännistä havaituista kierresiipisistä Canadian Centre for DNA Barcoding:n (CCDB) ohjeistuksen mukaiset näytepalat kuoppalevyyn, jonka lähetin CCDB:hen analysoitavaksi. Näissä käytin aiemmin kierresiipisilläkin toimivaksi todettuja alukesekoituksia C\_LepFolF ja C\_LepFolR (Taulukko 3). Tulokset on tallennettu The Barcode of Life Data System -tietokantaan (BOLD; [www.boldsystems.org](http://www.boldsystems.org)) projektin DNA Barcoding of Finnish Strepsiptera (DBFIS) alle. Mukana oli 30 *Stylops*-sukuun kuuluvaa kierresiipistä, joista 17 DNA-viivakoodausta onnistui.

CCDB:ssä DNA-viivakoodattujen näytteiden lisäksi suunnittelin yhdessä Elvira Rättelin (Luomus, Helsingin yliopisto) kanssa protokollan kahden Suomesta ja neljän Virosta kerätyn *Stylops*-naaraan DNA-viivakoodaukseen. Näiden näytteiden DNA-viivakoodaus suoritettiin Luomuksen DNA-laboratoriossa. DNA:n eristykseen käytettiin Thermo Scientific Phire Animal Tissue Direct PCR Kit (Thermo Scientific) -pakettia. Käytetty protokolla noudatti eläinkudokselle suunnattua ohjeistusta muilta osin, paitsi että näytteitä huuhdeltiin ylimääräisen etanolin poistamiseksi ja niiden annettiin kuivua ilmassa 1,5 millilitran mikrofuge-putkessa. Polymeerasiketjureaktiossa (PCR) vahvistettiin osittaista CO1-geeniä käyttäen LCO1490-, HCO2198-, Beet1718- ja HCO2198-alukkeita (Taulukko 3). Amplifikaation jälkeen PCR-tuotteet puhdistettiin ExoSAP-IT PCR purification- paketilla. Syklisekvenssoinnit tehtiin BIOMEDICUM:issa. Näistä vain yksi DNA-viivakoodaus onnistui.

Taulukko 3. DNA-viivakoodauksessa käytetyt alukesekoitukset ja alukkeet.

Geenialue	Alukesekoitus	Alukkeen nimi	Suunta	Sekvenssi 5'→3'	Lähde
COI	C_LepFolF	LepF1	F	ATTCAACCAATCATAAAGATATTGG	(Hernandez-Triana ym., 2014)
		LCO1490	F	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG	(Hebert ym., 2003a,b)
	C_LepFolR				(Folmer ym., 1994)
					(Hernandez-Triana ym., 2014)
		LepR1	R	TAACTTCTGGATGTCCAAAAATCA	(Hebert ym., 2003a,b)
		HCO2198	R	TAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	(Folmer ym., 1994)
		LCO1490	F	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG	(Simon ym., 1994)
		HCO2198	R	TAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	(Folmer ym., 1994)
		C1-S-1718 (Beet)	F	GGAGGATTTGAATTGATTAGTTCC	(Simon ym., 1994)
		HCO2198	R	TAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	(Folmer ym., 1994)

Vertasin saatuja DNA-viivakoodoja geneettisten sekvenssien tietopankkiin (GenBank, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) tallennettuihin DNA-viivakoodeihin käyttäen standardi nukleotidi BLAST-työkalua (Basic Local Alignment Search Tool, National Center for Biotechnology Information). Tallensin saadut lajimmääritykset ja laskin eri isäntälajeista irroitetuille *Stylops*-yksilöille lajimmäärityksen keskiarvot analyysiin muuttujista.

Käytin lajien välisten geneettisten etäisyyksien ja lajirajojen tarkasteluun MEGA-ohjelmaa (versio 7. 0.26 Kumar ym. 2016) sekä RAxML BlacBox -ohjelmaa (RAxML-NG v. 0.6.0 BETA). Otin mukaan tarkasteluun kaikki Euroopan *Stylops*-lajit, joista oli saatavana DNA-viivakoodit GenBank-tietokannassa (Taulukko 4). Sisällytin tarkasteluun Aasiassa esiintyvän *Stylops japonicus* -lajin BLAST-tulosten pohjalta. Lajien lähisukulaisuuden vuoksi käytin kaikissa eri menetelmin tehdyissä etäisyystarkasteluissa p-distance-mallia. Tarkastelin MEGA-ohjelmassa linjatuista sekvensseistä lajien välisiä evolutiivisia etäisyyksiä jokaisesta lajista pareittain Pairwise-analyysillä. Analyysi kertoo sekvenssien välisten eroavien nukleotidien osuudet. Tämän lisäksi rakensin MEGA-ohjelmassa sekvensseistä neighbour joining -fylogeniapuun. Käytin RAxML BlacBox -ohjelmaa maximum likelihood -puun tekemiseen. Koska aineistoni koostui eripituisista sekvensseistä, leikkasin MEGA-ohjelmassa sekvensseistä samanpituiset ja toistin yllämainitut analyysit.

Taulukko 4. Geneettisten etäisyyksien tarkasteluun mukaan otetut lajit ja niiden GenBank-tunnisteet. Tarkasteluun otettiin mukaan Euroopassa esiintyvät lajit, joista oli saatavana DNA-viivakoodit tietopankista. Mukaan sisällytettiin myös itäisellä palearktisella alueella esiintyvä *Stylops japonicus* BLAST-tulosten pohjalta.

Laji	GenBank
<i>Stylops praecocis</i>	Luna de Carvalho, 1974 KF803495
<i>Stylops nevinsoni</i>	Perkins, 1918 KF803457
<i>Stylops japonicus</i>	Kifune & Hirashima, 1985 KF803538
<i>Stylops thwaitesi</i>	Perkins, 1918 KF803470
<i>Stylops aterrimus</i>	Newport, 1851 KF803429
<i>Stylops nassonowi</i>	Pierce, 1909 KF803433
<i>Stylops obsoletus</i>	Luna de Carvalho, 1974 KF803445
<i>Stylops ater</i>	Reichert, 1914 KF803437
<i>Stylops melittae</i>	Kirby, 1802 KF803450
<i>Stylops dalii</i>	Curtis, 1828 KF803473
<i>Stylops hammella</i>	Perkins, 1918 KF803448
<i>Stylops risleri</i>	Kinzelbach, 1967 KF803502
<i>Stylops spreta</i>	Perkins, 1918 KF803474
<i>Stylops maxillaris</i>	Pasteels, 1949 KF803466
<i>Stylops salamancanus</i>	Luna de Carvalho, 1974 KF803428
<i>Stylops liliputanus</i>	Luna de Carvalho, 1974 KF803426
<i>Stylops gwynanae</i>	Günther, 1957 KF803430

## 2.9 Tilastolliset analyysit

Käytin morfologisten piirteiden mittausaineiston tilastollisten analyysien tekemiseen IBM SPSS Statistics 25 -ohjelmaa. Otoskokojen pienuuden vuoksi ( $n < 30$ ) käytin epäparametrisia testejä, jotka soveltuvat sellaisen aineiston käsittelyyn, joihin ei päde normaalijakauman oletus. Tilastollisia analyyseja varten jaoin aineiston isäntäsuhteiden ja morfologian perusteella seitsemään ryhmään: *Stylops ex. Melandrena*, *Stylops ex. Taeniandrena*, *Stylops ex. Andrena fucata*, *Stylops ex. Andrena minutuloides*, *Stylops ex. Andrena lapponica* muoto A, *Stylops ex. Andrena lapponica* muoto B ja *Stylops. ex. Andrena fucipes*. Koska *Andrena lapponica* -lajista irrotetuista naaraissa oli viitteitä kahteen morfologialtaan eroavaan muotoon, testasin myös näiden muotojen välisiä eroja.

Testasin riippumattomien muuttujien Kruskal-Wallis –testillä, onko oletettujen lajien välillä tilastollisesti merkitsevää eroa mitattujen muuttujien välillä. Muuttujat ovat samat kuin mitatut ominaisuudet (Kuva 12). Jätin Kruskal-Wallis –testistä pois ne ryhmät, jotka eivät täyttäneet testin vähimmäisotoskokovaatimusta ( $n < 5$ ). Koska naaraiden koko vaihtelee isännän koon mukaan, otin jatkoanalyyseihin mukaan vain mitattujen ominaisuuksien suhteista muodostettuja muuttujia, joiden erot kaikkien oletettujen lajien välillä olivat tilastollisesti merkitseviä. Sukuaukon leveys suhteessa päänleveyteen oli ainoa ehdot täyttävä muuttuja. Vertasin ensin ryhmiä, joista oli tarpeeksi näytteitä, pareittain Kruskal-Wallis –testillä. Yhdistin kaikki *Andrena lapponica* -lajista irrotetut naaraat yhdeksi luokaksi. Tarkastellakseni ryhmiä, joissa Kruskal-Wallis –testin ehdot eivät täyty, vertasin kaikkia ryhmiä pareittain epäparametrisella kahden riippumattoman otoksen Mann-Whitney –testillä.

Käytin kaikissa tilastollisissa analyyseissä kolmiportaista merkitsevyysasteikkoa: suuntaa antava ( $p = 0,1-0,05$ ), merkitsevä ( $p = 0,05-0,01$ ) ja erittäin merkitsevä ( $p < 0,01$ ).

### 3. Tulokset

#### 3.1 Isäntälajit

Löysin *Stylops*-suvun naaraita museoiden hyönteiskokoelmista neljästä maamehiläisten alasuovasta ja yhdeksästä eri isäntälajista (Taulukko 5). Yhteensä naaraita löytyi 195 yksilöä. Lukuun ottamatta kahta Venäjän puolelta kerättyä *Andrena fuscipes* -mehiläisessä loisivaa yksilöä yksilöt olivat Suomesta.

Taulukko 5. Museoiden hyönteiskokoelmista löydettyjen *Stylops*-naaraiden määrä kustakin maamehiläislajista.

		<b>Stylops-naaraiden lukumäärä</b>			
		LUOMUS	Turku	Oulu	Yhteensä:
Isännät					
<b>Alasuku</b>	<b><i>Andrena</i></b>				
	<i>Andrena fucata</i>	73	0	2	<b>75</b>
	<i>Andrena lapponica</i>	36	0	8	<b>44</b>
<b>Alasuku</b>	<b><i>Cnemiandrena</i></b>				
	<i>Andrena fuscipes</i>	1	<u>2</u>	0	<b>3</b>
<b>Alasuku</b>	<b><i>Melandrena</i></b>				
	<i>Andrena cineraria</i>	12	1	0	<b>13</b>
	<i>Andrena vaga</i>	6	0	0	<b>6</b>
<b>Alasuku</b>	<b><i>Micrandrena</i></b>				
	<i>Andrena minutuloides</i>	1	0	0	<b>1</b>
<b>Alasuku</b>	<b><i>Taeniandrena</i></b>				
	<i>Andrena gelriae</i>	6	0	0	<b>6</b>
	<i>Andrena intermedia</i>	8	0	0	<b>8</b>
	<i>Andrena wilkella</i>	38	1	0	<b>39</b>
Yhteensä:		<b>181</b>	<b>4</b>	<b>10</b>	<b>195</b>

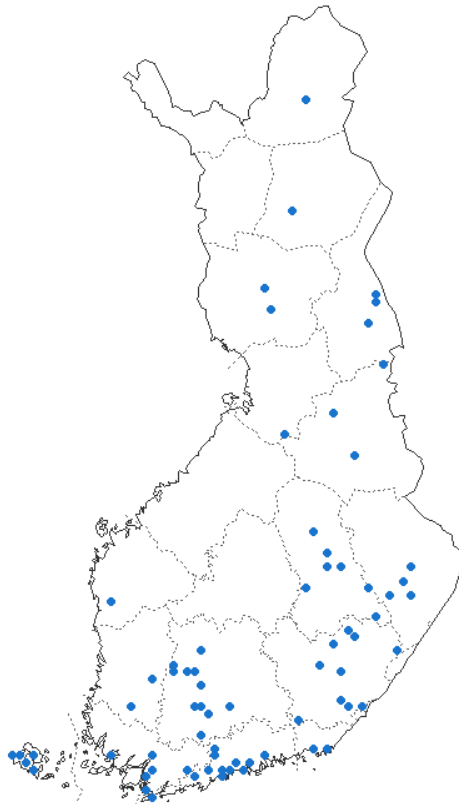
2 = nykyisen Venäjän puolelta

Kahdesta *Andrena*-alasuovun lajista löytyi loisittuja yksilöitä: *Andrena fucata* ja *A. lapponica*. *Cnemiandrena*-alasuovun kolmesta lajista vain yhdestä, *Andrena fuscipes*, löytyi loisittuja yksilöitä. Suomessa esiintyvistä *Melandrena*-alasuovun neljästä lajista kahdesta löytyi *Stylops*-naaraita: *Andrena vaga* ja *A. cineraria*. Vain yhdestä *Micandrena*-alasuovun viidestä lajista havaittiin loisintaa. Ainoastaan *Andrena minutuloides* -lajista löytyi *Stylops*-naaras ja niitäkin vain yksi yksilö yhdestä isännästä. Saman alasuovun *A. subopaca* -lajin yhdessä näytteessä oli merkkejä loisinnasta. Yksilössä on todennäköisesti ollut *Stylops*-koiraan kotelo, joka on pudonnut pois. Eniten isäntälajeja löytyi *Taeniandrena*-alasuovusta. Alasuovun kuudesta lajista kolmesta löytyi loisittuja yksilöitä.

## 3.2 Levinneisyys ja esiintymishistoria

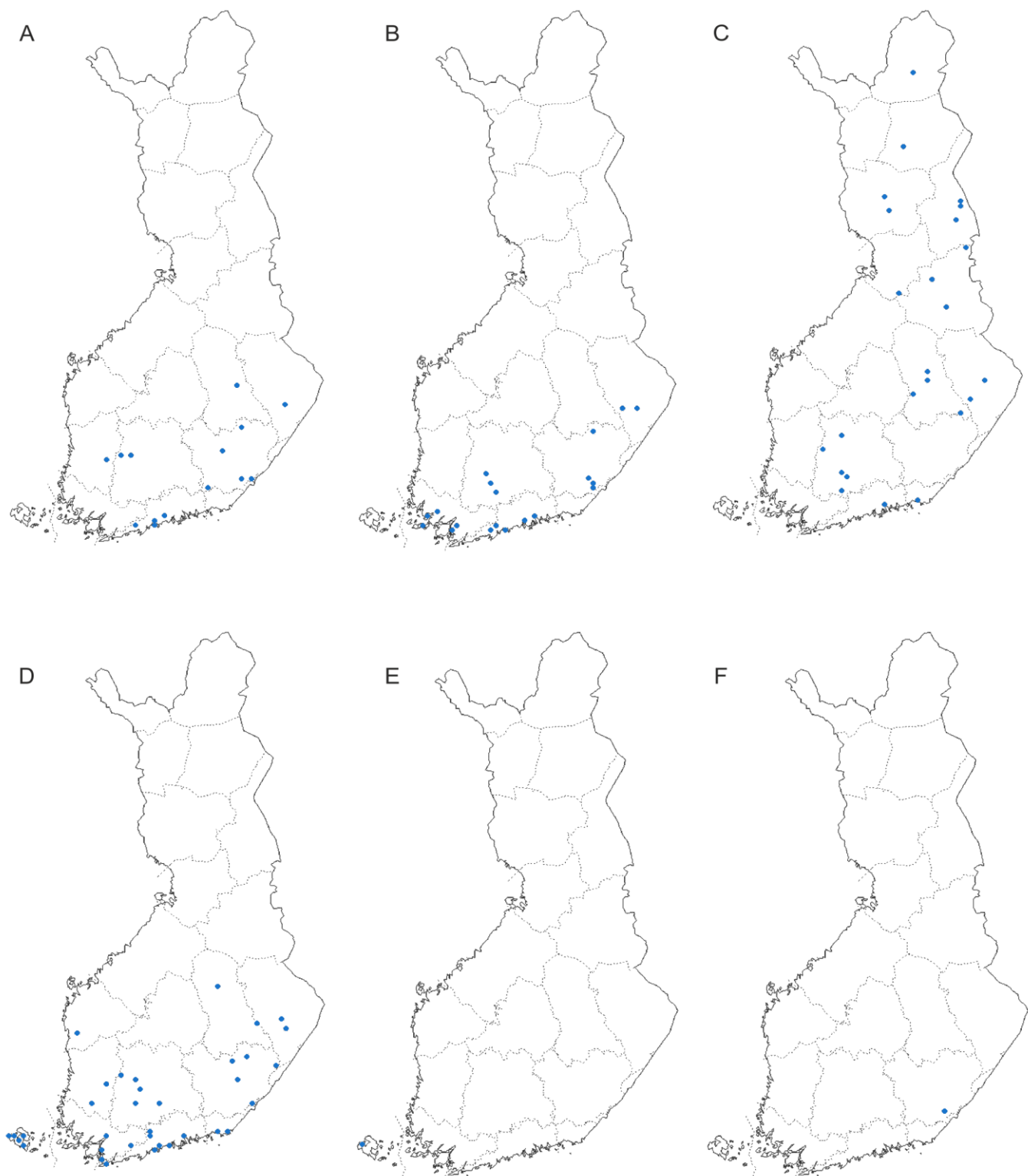
### 3.2.1 Levinneisyys

Museokokoelmista löytyi kuudestatoista eri eliömaakunnasta kerättyjä styloisoituja maamehiläisiä (Kuva 13).



Kuva 13. *Stylops*-kierresiipissuvun loismien maamehiläisten löytöpaikat Suomessa.

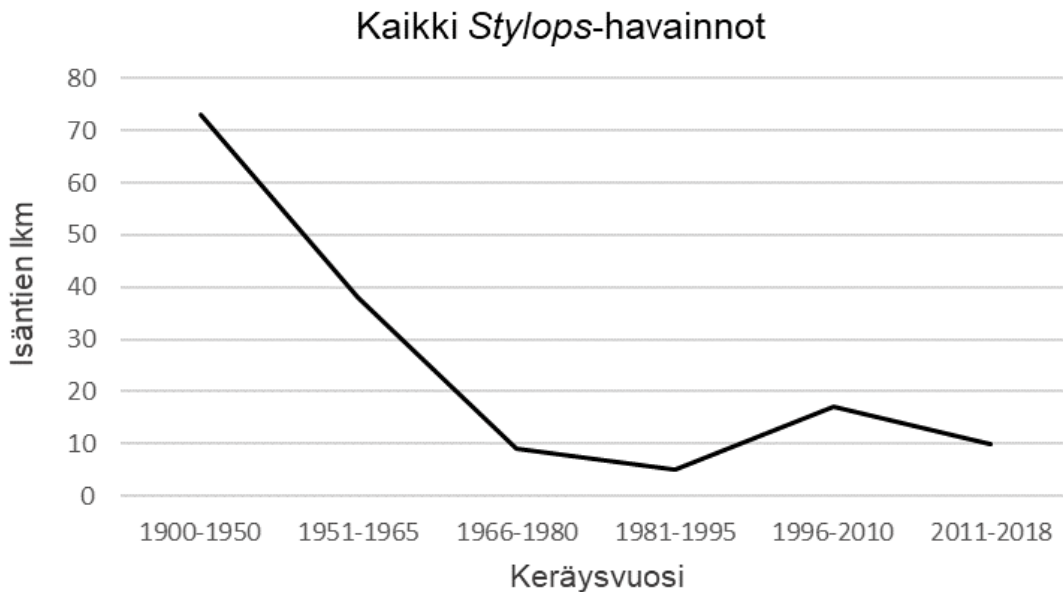
Todennäköisiin isäntäryhmiin jaetussa aineistossa (Kuva 14) stylopoitujen *Melanandrena*- ja *Taeniandrena*-alasukujen yksilöiden ja *Andrena fucata* -yksilöiden löytöpaikat rajoittuivat suurin piirtein samoihin eliömaakuntiin. Loisittuja *Andrena lapponica* -yksilöitä oli kerätty koko Suomen alueelta. Ainoa loisittu *Andrena minutuloides* -näyte oli kerätty Ahvenanmaalta ja ainoa Suomesta kerätty loisittu *Andrena fuscipes* -yksilö oli löytynyt Etelä-Savosta.



Kuva 14. *Stylops*-havainnot isäntälajien mukaan jaettuna. A – ex *Melandrena*, B – ex *Taeniandrena*, C – ex *Andrena lapponica*, D – ex *A. fucata*, E – ex *A. minutuloides* ja F – ex *A. fuscipes*.

### 3.2.2 Esiintymishistoria

Ennen vuotta 1951 kerätyistä näytteistä suurimmasta osasta puuttuu löytövuosi, joten tarkkaa kannan kehitystä on mahdotonta määrittää 1900-luvun alkupuoliskolta. Koko *Stylops*-sukua tarkasteltaessa kerättyjen loisittujen maamehiläisten määrä on laskenut vuoden 1965 jälkeen (Kuva 15). Vuosina 1951-1965 kerättyjä loisittuja maamehiläisiä oli 38. Vastaava luku vuosina 1996-2010 oli 17.



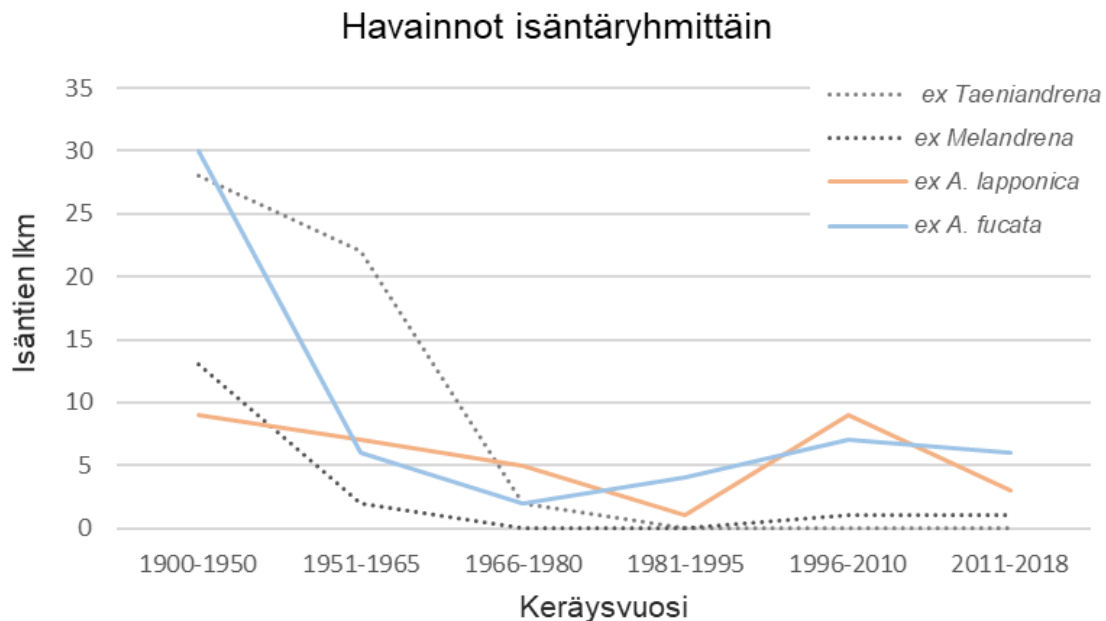
Kuva 15. *Stylops*-kierresiipisten loisimien maamehiläisten määrä keräysvuosittain.

Kun havaintoaineiston jakaa ryhmiin todennäköisten isäntäsuhteiden mukaan, kantojen muutokset vaihtelevat ryhmittäin (Kuva 16). Loisittujen *Andrena fucata* - ja *A. lapponica* - maamehiläisyksilöiden lukumäärä on pysynyt jokseenkin samana tarkastelujaksojen välillä.

Suurin osa loisituista *Melandrena*-alasuvun mehiläisistä oli kerätty ennen vuotta 1950. Sen jälkeen kerättyjä yksilöitä on ollut nolasta kahteen yhtä tarkastelujaksoa kohti. Suurin ero loisittujen maamehiläisten lukumäärän suhteen eri tarkastelujaksoina on ollut *Taeniandrena*-alasuvun lajeilla. Vuosina 1951-1965 kerättyjä stylopoituja näytteitä oli kokoelmassa 22, vuosina 1966-1980 enää kaksi. Tämän jälkeen kerättyjä ei ole kerätty yhtään loisittua *Taeniandrena*-alasuvun maamehiläistä.



Ainoa museoaineistosta löytynyt loisittu *Andrena minutuloides* oli kerätty vuonna 1953. Nykyisen Venäjän puolelta kerätystä *Andrena fuscipes* -näytteestä puuttui keräysvuosi. Ainoa Suomen puolelta löydetty loisittu *A. fuscipes* kerättiin vuonna 1964.



Kuva 16. *Stylops*-kierresiipisten loisimien maamehiläisten määrä keräysvuosittain isäntälajiryhmiin jaetussa aineistossa.

### 3.3 Loisittujen yksilöiden osuus

*Stylops*-suvun isäntälajien yksilöitä oli yhteensä 4692, joista 144 (3,1%) oli loisittu (Taulukko 6). Loisittujen yksilöiden osuus vaihteli paljon eri isäntälajien välillä. Alhaisin osuus oli *Andrena fuscipes* -lajilla (0,2 %) ja korkein *Andrena wilkella* -lajilla (8,3 %). Myös samaan alasukuun kuuluvien isäntien loisintaosuudet vaihtelivat.

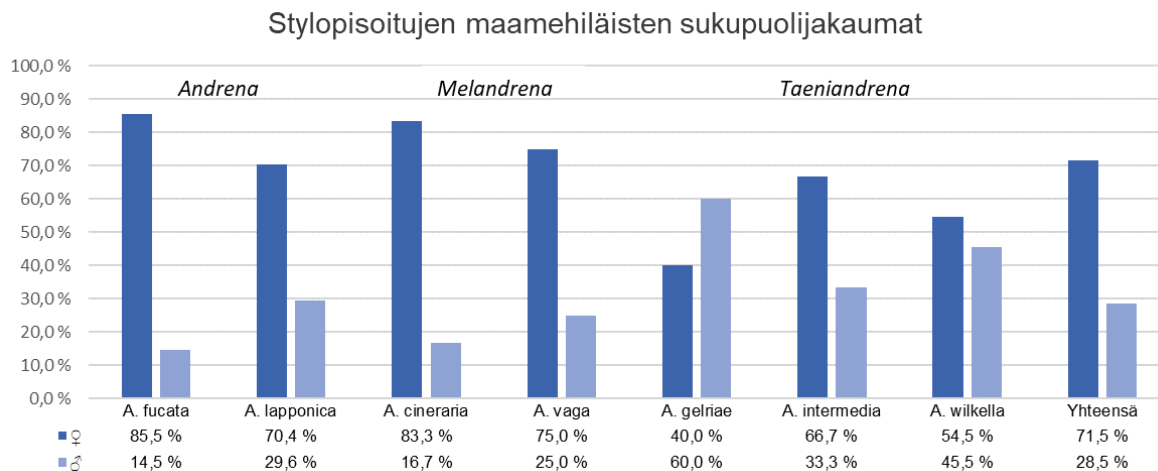
Taulukko 6. *Stylops*-kierresiipisten loisimien maamehiläisten osuus hyönteiskokoelmien maamehiläisnäytteistä.

Isäntälaji	Luomus	Stylopoitu	Prevalenssi
<i>Cnemiandrena</i>			
<i>A. fuscipes</i>	555	1	0,2 %
<i>Andrena</i>			
<i>A. fucata</i>	873	55	6,3 %
<i>A. lapponica</i>	942	27	2,9 %
<i>Melandrena</i>			
<i>A. cineraria</i>	580	12	2,1 %
<i>A. vaga</i>	690	4	0,6 %
<i>Micandrena</i>			
<i>A. minutuloides</i>	356	1	0,3 %
<i>Taeniandrena</i>			
<i>A. gelriae</i>	150	5	3,3 %
<i>A. intermedia</i>	150	6	4,0 %
<i>A. wilkella</i>	396	33	8,3 %
<b>Yhteensä</b>	<b>4692</b>	<b>144</b>	<b>3,1 %</b>

### 3.4 Suhteelliset osuudet isäntien sukupuolien välillä

Luomuksen kokoelman loisituista maamehiläisistä 71,5 % oli naaraita ja 28,5 % koiraita (Taulukko 7). Useimpien lajien kohdalla loisittuja naaraita oli selkeästi enemmän. Sukupuolijakauma oli tasaisempi *Taeniandrena*-alasuvussa. *Andrena gelriae* -lajilla loisittuja koiraita oli enemmän (60% näytteistä). *Andrena fuscipes*- ja *Andrena minutuloides* -aineistossa ainoat loisitut maamehiläiset olivat koiraita. *Andrena fucata* -lajilla loisittujen naaraiden osuus (85,5 %) oli kaikista suurin koko aineistosta.

Taulukko 7. *Stylops*-kierresiipisten loisimien maamehiläisten sukupuolijakaumat eri lajeilla Luomuksen hyönteiskokoelmassa.

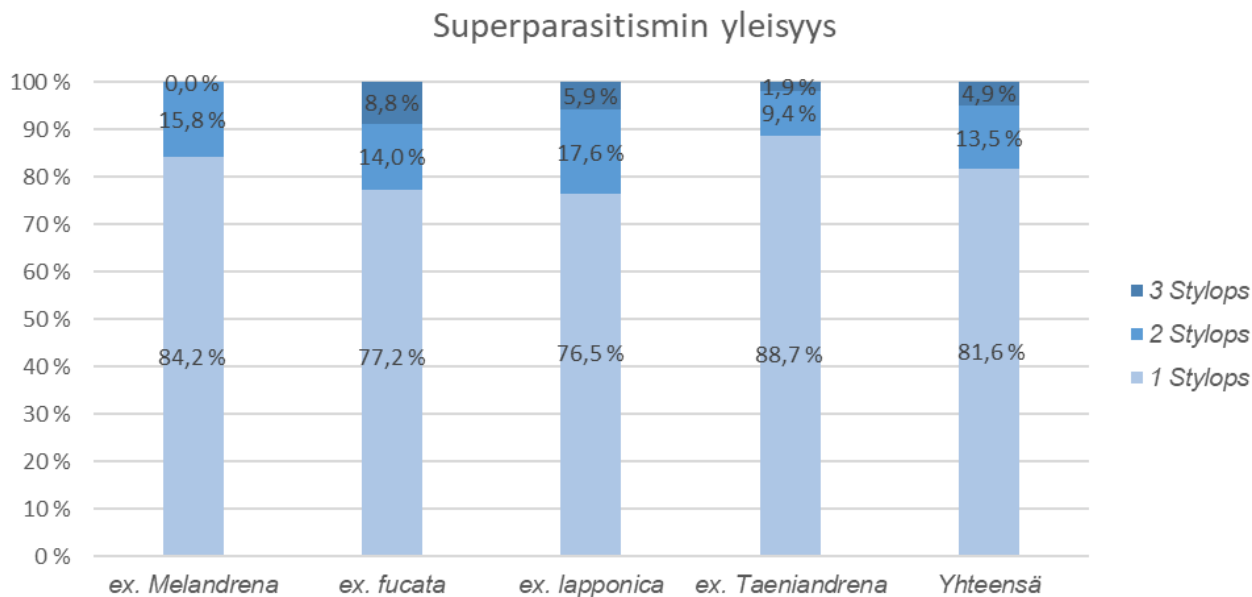


### 3.5 Superparasitismien yleisyys

Valtaosassa loisituista maamehiläisistä oli vain yksi kierresiipisyksilö (Taulukko 8). Superparasitismia esiintyi 18,4 % yksilöistä ja yhdessä maamehiläisessä oli enintään kolme kierresiipisyksilöä. Suurimmassa osassa näytteistä kaikki *Stylops*-yksilöt olivat naaraita. Ainoastaan kahdessa näytteessä esiintyi molempia sukupuolia. Yksi oli *Andrena lapponica* -yksilö, jossa oli nähtävillä sekä yhden koiraan kotelonpää että yhden naaraan eturuumis. Toinen oli *Andrena fucata* -yksilö, jossa oli kaksi *Stylops*-naarasta ja yksi kuoriutumaton koiras.

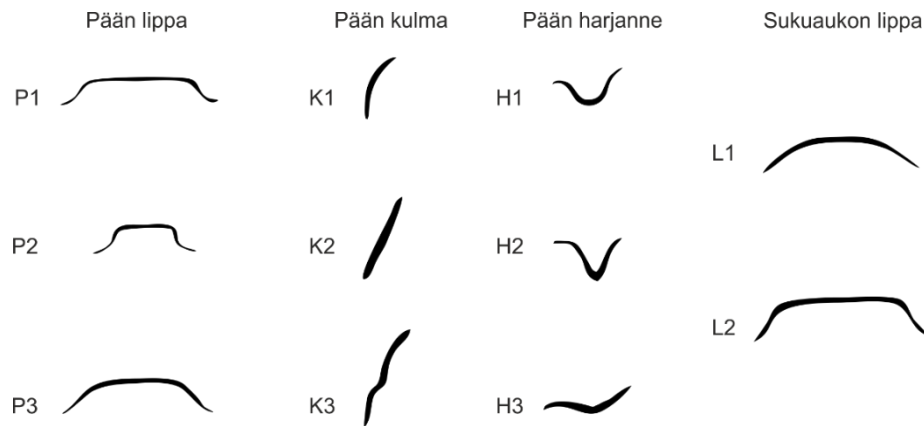
Yleisintä superparasitismi oli *Andrena lapponica* -isännissä. Stylopoiduissa yksilöissä 23,5 prosentissa oli enemmän kuin yksi *Stylops*-kierresiipinen. Harvinaisinta superparasitismi oli *Taeniandrena*-alasuvussa (11,3 %).

Taulukko 8. Superparasitismien yleisyys isäntälajiryhmiin luokitellussa aineistossa.

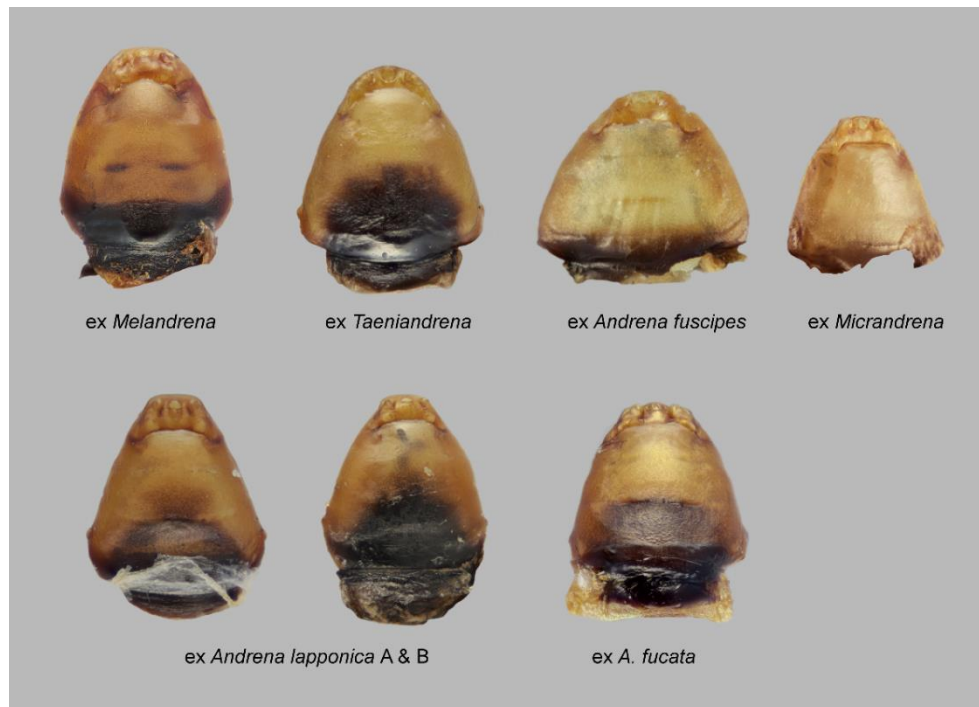


### 3.6 Morfologinen aineisto

Eri isäntälajiryhmistä irrotetuista *Stylops*-naaraista löytyi morfologisessa tarkastelussa jaoteltavissa olevia muotoja (Kuva 17). Myös väritys ja sen tummuus (**pigmentaatio**) vaihtelivat (Kuva 18). Millään tarkasteltavalla ryhmällä ei ollut samaa yhdistelmää eri havaittuja muotoa (Taulukko 9).



Kuva 17. *Stylops*- naaraiden rakenteiden eri muotoja. Taulukossa 9 on esitetty, mikä muoto rakenteesta eri isäntäryhmien kierresiipillä on.



Kuva 18. *Andrena*-alasuviuista ja lajeista irroitettujen *Stylops*-naaraiden eturuumiiden väritykset eroavat toisistaan.

Kuva ja kuvankäsittely: Meri Lähteenaro.

Taulukko 9. *Yhteenvedo Andrena*-alasuvuista ja lajeista irrotettujen *Stylops*-naaraiden rakenteiden muodoista ja morfologisista piirteistä.

Isäntäryhmä	Pään lippa	Pään kulmat	Pään harjanne	Sukuaukon lippa	Tyvijuova	Muita tuntomerkkejä
<i>ex Melandrena</i>	Kaartuu voimakkaasti pitkälle alaspäin , P1	K2	H1	Yltää harvoin merkittävästi pään reunojen yli, L1 & L2	Pigmentoitunut vahvasti koko 1. segmentin leveydeltä, ei yllä sen yli päätä kohti	Selkeät 2 pigmentoitunutta laikkaa meso- ja metathoraxin rajalla, hajanaisia pigmentoituneita pisteitä
<i>ex Taeniandrea</i>	Lievästi alaspäin kaartuva, P3	K3	H3	Yltää pitkälle pään reunojen yli, L1	Pigmentoitunut vahvasti n. sukuaukon leveydeltä, jatkuu päätä kohti koko metathoraxin pituudelta ja hieman yli	Tyvijuovasta selkeärajainen tumma puoliympyrä
<i>ex A. fuscipes</i>	Lievästi alaspäin kaartuva,P2	K3	H3	Yltää n. pään reunojen korkeudelle, L2	Pigmentoitunut keskivahvasti koko 1. segmentin leveydeltä, vaalenee 1.sg. ja metathoraxin rajalla	
<i>ex A. minutuloides</i>	Lievästi alaspäin kaartuva, P3	K2	H2	Yltää pitkälle pään reunojen yli, L2	Heikosti pigmentoitunut 1.segmentin alueelta	Hyvin heikosti pigmentoitunut, kokonaisväritykseltään vaalea
<i>ex A. lapponica A</i>	Lievästi alaspäin kaartuva, P2	K2	H3	Yltää melko pitkälle pään reunojen yli, L1	Pigmentoitunut vahvasti n. sukuaukon leveydeltä, jatkuu päätä kohti himmeten muodostaen puoliympyrän, jonka keskusta himmeämpi	Mesothoraxin keskellä ja pään harjanteen reunoilla pigementoituneempia alueita
<i>ex A. lapponica B</i>	Lievästi alaspäin kaartuva, P2	K1	H3	Yltää melko pitkälle pään reunojen yli, L1	Pigmentoitunut vahvasti melkein koko 1 . segmentin leveydeltä, jatkuu vahvasti metethoraxin pituudelta himmeten mesothoraxiin	Pään harjanteen reunat tummemmin pigmentoituneet
<i>ex A. fucata</i>	Lievästi alaspäin kaartuva, P3	K2	H3	Yltää n. pään reunojen korkeudelle, L2	Pigmentoitunut vahvasti n. sukuaukon leveydeltä, himmenee laitoja kohti, jatkuu meta- ja mesothoraxin rajalle himmeten	2 viivamaista painauma meso- ja metathoraxin rajalla

\* Sukuaukon reunoilla

### 3.7 Morfologiset mittaukset

Mitattuja morfologisia muuttujia oli yksitoista. Näistä kolme oli mitoista laskettuja suhteita. Isäntäryhmien välillä oli tilastollisesti merkitsevää tai erittäin merkitsevää eroa seitsemässä muuttujassa Kruskal-Wallis varianssianalyysissä (Taulukko 10). Näistä ainoastaan yksi

Yläruumiin pituus	*	Taulukko 10. Morfologisten mittausten tilastollisesti merkitsevät muuttujat ryhmien välillä (n ≥ 5) Kruskal-Wallis -varienssianalyysissä: <i>Stylops ex Melandrena</i> , <i>Stylops ex Taeniandrena</i> , <i>Stylops ex Andrena fucata</i> , <i>Stylops ex A. minutuloides</i> , <i>Stylops ex A. lapponica</i> muoto A.
Leveys hengitysaukkojen välillä	***	
Pään leveys	***	
Sukuaukon leveys	**	
Suuaukon leveys	***	
Yläleukojen etäisyys toisistaan	***	
Takaruumiin tyven leveys	**	
Sukuaukon leveys/pään leveys	***	Tilastolliset merkitsevyydet: * = suuntaa antava (p <0,1-0,05), ** = merkitsevää (p <0,05-0,01) ja *** = erittäin merkitsevää (p < 0,01).

(sukuaukon leveys/pään leveys) kuvasi mitattujen ominaisuuksien suhdetta. Isäntälajiryhmien sukuaukon leveyden ja pään leveyden suhde erosi tilastollisesti merkitsevästi Kruskal-Wallis -testissä neljän ryhmäparin välillä (Taulukko 11).

Taulukko 11. Sukuaukon leveyden ja pään leveyden suhteen tilastolliset merkitsevyydet isäntälajiryhmien välillä Kruskal-Wallis -varianssianalyysissa. Tilastolliset merkitsevyydet ovat merkitty: \* = suuntaa antava ( $p < 0,1-0,05$ ), \*\* = merkitsevä ( $p < 0,05-0,01$ ) ja \*\*\* = erittäin merkitsevä ( $p < 0,01$ ).

Isäntälajiryhmä	S.ex Mel.	S. ex. Tae.	S.ex. fuc.	S. ex. lap.
<i>Stylops ex. Melandrena</i>				
<i>Stylops ex. Taeniandrena</i>	***			
<i>Stylops ex. Andrena fucata</i>		***		
<i>Stylops ex. Andrena lapponica</i>	**			**

Kaikki muodostetut ryhmät olivat mukana Mann-Whitney -keskiarvotestissä. Useimpien ryhmien välillä ei ollut havaittavissa tilastollisesti merkitsevää eroa sukuaukon leveyden ja pään leveyden suhteessa (Taulukko 12).

Taulukko 12. Sukuaukon leveyden ja pään leveyden suhteen tilastolliset merkitsevyydet isäntälajiryhmien välillä Mann-Whitney keskiarvotestissä. Tilastolliset merkitsevyydet ovat merkitty: \* = suuntaa antava ( $p < 0,1-0,05$ ), \*\* = merkitsevä ( $p < 0,05-0,01$ ) ja \*\*\* = erittäin merkitsevä ( $p < 0,01$ ).

	S. ex Mel.	S. ex. fuc.	S. ex. lap. A	S. ex. lap.a B	S. ex. Tae.	S. ex. min.	S. ex. fus.
<i>Stylops ex. Melandrena</i>							
<i>Stylops ex. fucata</i>							
<i>Stylops ex. lapponica A</i>	***	***					
<i>Stylops ex. lapponica B</i>							
<i>Stylops ex. Taeniandrena</i>	***	***		**			
<i>Stylops ex. minutuloides</i>							
<i>Stylops ex. fuscipes</i>			**				

### 3.4 DNA-aineisto

#### 3.4.1 Lajien määrittäminen

Onnistuneita DNA-viivakoodia saatiin 18 *Stylops*-yksilöstä. Neljä DNA-viivakoodia oli *Andrena lapponica* -lajista irrotettuja naaraita ja loput *Andrena fucata* -lajista irrotettuja naaraita. *Andrena lapponica* -lajista erotetut kieresäipäyksilöt vastasivat BLAST-työkalulla tehdyssä vertailussa keskiarvoisesti 99 % *Stylops japonicus* -lajia (Taulukko 13). *Andrena fucata* -lajista irrotetuissa yksilöissä oli 100 % vastaavuus *Stylops nevinsoni* -lajiin.

Taulukko 13. DNA-viivakoodien keskiarvoiset vastaavuudet GenBank-tietokannan aineistoon BLAST- työkalussa.

Group average	Max score	Total score	Query cover	E value	Ident	Accession	Description	Ident species
ex. lapponica	1066,75	1066,75	0,93	0,0	99 %	KF803538.1	<i>Stylops japonicus</i> voucher SNw_nks27 cytochrome oxidase subunit I (COI) gene, partial cds; mitochondrial	<i>Stylops japonicus</i>
ex. fucata	1102,86	1102,86	0,93	0,0	100 %	KF803458.1	<i>Stylops nevinsoni</i> voucher SFu2 cytochrome oxidase subunit I (COI) gene, partial cds; mitochondrial	<i>Stylops nevinsoni</i>

#### 3.4.2 Lajien väliset geneettiset etäisyydet

Pairwise-analyysissä Euroopassa esiintyvien *Stylops*-suvun lajien väliset geneettiset etäisyydet olivat keskimäärin 10,7 %. Kaikki muut lajit erosivat toisistaan yli 2 %, paitsi *Stylops praecocis* ja *Stylops nevinsoni*, jotka erosivat toisistaan ainoastaan 0,9 %. Useimmiten samassa alasuovassa loisivien lajien geneettiset etäisyydet toisistaan olivat pienempiä kuin eri alasuovissa loisivien lajien. Suurin etäisyys oli *Stylops aterrimus*- ja *Stylops gwynanae* -lajien välillä (18,4 %).

DNA-viivakoodista rakennetut puut tukivat Pairwise-analyysin tuloksia (Kuva 19). Neighbour-Joining ja Maximum likelihood -menetelmillä rakennettujen puiden välillä ei ollut merkittäviä eroavaisuuksia.





## 4. Tulosten tarkastelu

Tutkimukseni perusteella Suomessa esiintyy viisi *Stylops*-suvun kierresiipislajia: *Stylops thwaitesi*, *S. ater*, *S. nevinsoni*, *S. japonicus* ja *S. spreta*. Lisäksi Suomesta on tavattu yksi morfologiansa perusteella tieteelle kuvaamaton laji, jonka isäntä on *Andrena* (*Cnemiandrena*) *fuscipes*. Lajit eroavat toisistaan ekologian, naaraiden morfologian ja perimän perusteella. Myös lajien esiintymisalueissa ja niiden ajallisissa runsauksissa on eroavuuksia.

### 4.1 Taksonomisen luokittelun perustelut

Isäntä-lois -suhteiden tarkastelu on tärkeää loisten taksonomisessa luokittelussa. Isäntä toimii loiselle elinympäristönä, johon sen tulee sopeutua. Vaikka *Stylops*-suvun kaikki tunnetut isännät kuuluvat *Andrena*-sukuun, eroavat ne elintavoiltaan, elinympäristöiltään ja fysiologioiltaan. Osa lajeista muodostaa tiheitä pesäyhdyskuntia, kun taas toiset pesivät selkeästi yksittäin (Falk 2015). *Andrena*-lajit käyttävät ravinnokseen eri kasvien siitepölyä, mikä vaikuttaa sopivan isännän löytämiseen *Stylops*-suvun foreettisen leviämisen takia. *Andrena*-lajit eroavat myös fenologialtaan ja samaan alasukuun kuuluvat maamehiläiset voivat olla aktiivisia eri kuukausina.

*Stylops thwaitesi* -laji loisii useita *Taeniandrena*-alasuvun lajeja (Perkins 1918, Straka ym. 2015). Lajilla on useita synonyymejä, jotka johtuvat esimerkiksi väärin määritetyistä isännistä (Perkins 1918) ja tiedon puutteesta lajien levinneisyydestä. Uusimmassa taksonomisessa luokittelussa Straka ym. (2015) yhdistivät nimen alle vähäisten geneettisten erojen vuoksi myös Aasiassa esiintyvän *Stylops borealis* -lajin. Tutkimukseni aineistossa oli mukana *Stylops*-naaraita kolmesta eri *Taeniandrena*-alasukuun kuuluvasta isäntälajista: *Andrena intermedia*, *A. gelriae* ja *A. wilkella*. Näistä kolmesta ainoastaan *Andrena wilkella* mainitaan *Stylops thwaitesi* -lajin isännäksi (Straka ym. 2015). Artikkelissa mainitaan kuitenkin neljä muuta lajia, mikä kertoo lajin laajasta isäntävalikoimasta. Lisäksi Jůzován ym. (2015) isäntälajisuhteisiin keskittyneessä artikkelissa *Andrena intermedia* -lajista irroitettut *Stylops*-naarat sijoittuivat DNA-aineiston perusteella lähimmäksi muita *Taeniandrena*-alasuvusta irroitettuja naaraita. Tutkimukseni kaikki naaraat olivat keskenään morfologisesti hyvin samankaltaisia. Tämän perusteella ne kuuluvat todennäköisesti samaan lajiin eri isäntälajeista huolimatta. Tutkimuksessani ei ollut mukana DNA-viivakoodianalyysiin soveltuvia *Stylops thwaitesi* -näytteitä, mutta aiemmissa tutkimuksissa lajin

on havaittu eroavan Euroopan muista lajeista 9-18 % (Straka ym. 2015). Tämä tukee hypoteesia siitä, että *Taeniandrena* -alasukua loisii oma *Stylops*-laji.

*Melandrena*-alasuvussa loisivien lajien taksonomiseen luokitteluun liittyy vielä paljon epäselvyyksiä. Aineistostani löytyi loisittuina ainoastaan *Andrena vaga*- ja *A. cineraria*-yksilöitä. Kirjallisuudessa näillä loisivasta *Stylops*-lajista on käytetty usein nimeä *Stylops ovinae* (Fraulob ym. 2015, Löwe ym. 2016). Straka ym. (2015) tulkitsee tämän nimen käyttökelpottomaksi (*nomen nudum*), koska sen yhteyteen ei ole tehty pätevää lajinkuvausta. Tämän vuoksi lajista tulee käyttää nimeä *Stylops ater*. Straka ym. (2015) esittää artikkelissaan lajin isännäksi ainoastaan *Andrena vaga* -lajin, mutta DNA-aineiston (Jůzová ym. 2015) ja omien morfologisten tarkastelujeni perusteella *Stylops ater* loisii myös *Andrena cineraria* -lajissa. Tutkimukseni DNA-viivakoodit *Melandrena*-isännistä irrotetuille naaraille eivät onnistuneet, mutta *Stylops ater* -lajin on todettu eroavan geneettisiltä etäisyyksiltään muista Euroopan lajeista 10-12 % (Jůzová ym. 2015) *Melandrena* ja *Zonandrena* alasuissa loisiva *Stylops mellittae* ei tutkimukseni pohjalta esiinny Suomessa. Kokoelmista ei löytynyt sen isäntälajeja loisittuna.

Kaikki *Andrena* (*Andrena*) *fucata* -lajista irrottamani naaraat vastasivat DNA-viivakoodeiltaan hämmästyttävän hyvin (100 %) *Stylops nevinsoni* -lajin DNA-viivakoodeja. *Andrena*-alasuvussa loisii kuitenkin myös useita muita lajeja, mikä luo haasteita taksonomiseen luokitteluun. Straka ym. (2015) mainitsevat saman ongelman, jonka huomasin omista geneettisten etäisyyksien tarkasteluistani: *Stylops nevinsoni* eroaa sekvenssiltään *Stylops praecocis* -lajista alle 2 %. Kyseessä on kuitenkin luultavasti kaksi eri lajia, sillä lajien oletetuista isännistä kerätyt planidium-toukat eroavat morfologialtaan (Straka ym. 2015). Aineistostani ei löytynyt yhtään stylopoitua *Andrena praecox* -yksilöä, jonka oletetaan olevan *S. praecocis* -kierresiipisen isäntä. Oma tutkimukseni ei siis valitettavasti tuo lisävaloa ongelmaan. Vaikka Straka ym. (2015) eivät listaa *A. fucata* -mehiläisiä *Stylops nevinsoni* -lajin isännäksi, se on DNA-viivakoodien ja morfologian mukaan yksi sen monista isännistä. Löytämäni yksilöt vastaavat lajin kuvausta (Perkins 1918) ja DNA-viivakoodiaineisto tukee päätelmääni.

Toinen aineistoni stylopoitu *Andrena*-alasuvun laji oli *A. lapponica*. Siinä loisivasta *Stylops*-lajista ei ole julkaistua tietoa. Tekemieni DNA-viivakoodisekvenssien perusteella Suomessa sillä loisii *Stylops japonicus*, jonka on aiemmin ajateltu esiintyvän vain itäisellä palearktisella alueella. Valitettavasti Virosta saamieni näytteiden viivakoodit eivät onnistuneet, joten en voi varmuudella sanoa, loisiiko sama laji muualla Euroopassa *A. lapponica*-mehiläisiä.

Näytteiden morfologian perusteella on todennäköistä, että ainakin Virossa esiintyy myös *Stylops japonicus* -lajia. *A. lapponica* -lajista löytyi kaksi morfologialtaan selkeästi eroavaa muotoa. Molemmat muodot kuuluvat DNA-viivakoodien perusteella *Stylops japonicus* -lajiin. Näistä A-muoto vastaa morfologialtaan geenipankin viivakoodattua yksilöä (pohjautuu Yuta Nakasen valokuvaan). Muodot eivät näytä liittyvän naaraiden kehitysvaiheeseen, sillä molemmista muodoista löytyi kehittyneitä planidium-toukkia. Myöskään muotojen esiintymisalueissa tai niiden esiintymisajassa ei vaikuttanut olevan eroavuuksia. Omien analyysieni mukaan *Stylops japonicus*-lajin geneettinen etäisyys muista Euroopan lajeista on 5,0–16,9 %.

*Micrandrena*-alasuvussa loisi DNA-viivakoodien etäisyyksien perusteella useampi *Stylops*-laji (Straka ym. 2015). Euroopassa esiintyy todennäköisesti vain yksi laji: *Stylops spreta*. Ainoa Suomesta löytynyt loisittu *Micandrena*-yksilö on Ahvenanmaalta ja se kuuluu luultavasti *Stylops spreta*-lajiin. Näytteen iän vuoksi DNA –analyysiä ei tehty. Näyte vastaa morfologialtaan lajin kuvausta (Perkins 1918).

*Andrena fuscipes* -mehiläisessä loisivaa *Stylops*-lajia ei tunneta. Morfologian perusteella se on luultavasti tieteelle kuvaamaton laji, mutta sen kuvaamiseen tarvittaisiin DNA-materiaalia. Euroopasta ei ole löytynyt soveltuvia näytteitä DNA-eristämiseen. Näyttää siltä, että laji on harvinainen. Tutkimani kaksi yksilöä olivat mittasuhteiltaan hyvin erilaiset, vaikka ne olivat samasta isäntäyksilöstä.

#### 4.2 Vastaavuus Strakan alustavaan taksonomiseen luokitteluun

Tutkimukseni tuki suurimmalta osin Strakan ym. (2015) alustavaa taksonomista luokittelua. Monet löytämistäni isäntälajeista eivät esiintyneet Strakan artikkelissa. Nämä tiedot ovat arvokas lisä *Stylops*-suvun ekologian tuntemukseen. Havaintoni *Stylops japonicus* -lajin esiintymisestä myös läntisellä palearktisella alueella erosi Strakan artikkelissa mainitsemasta esiintymisalueesta. Vielä jää nähtäväksi, loisiiko *Andrena lapponica* -lajissa jokin muu *Stylops*-laji etelämpänä.

#### 4.3 Naaraiden soveltuvuus lajinmäärittelyyn

Tutkimukseni perusteella naaraiden morfologiaa voidaan hyödyntää lajinmäärittelyssä, mutta se harvoin riittää yksinään määrittelyyn. Joidenkin lajien naarailla on selkeämpiä lajituntomerkkejä kuin toisilla. Esimerkiksi *Stylops ater* -naaraiden eturuumiin väri on hyvin oman näköisensä ja

vaihtelee vähän lajin sisällä. Sen sijaan lajeilla *S. nevinsoni* ja *S. japonicus* naaraiden väritys vaihtelee paljon yksilöiden välillä, mikä vähentää naaraiden soveltuvuutta lajinmääritykseen. Morfologisten mittausten perusteella saman lajin eri yksilöiden ominaisuuksien pituudet vaihtelivat paljon keskenään, luultavasti isännän koon vaikutuksesta naaraan kokoon. Myöskään eri ominaisuuksien suhteista lasketut arvot eivät tutkimukseni perusteella sovellu hyvin lajinmääritykseen. Lajien välillä vain sukuaukon leveyden ja pään leveyden suhteessa oli eroja, mutta siinäkin kaikkien lajien välillä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa. Tutkimukseni perusteella ominaisuuksien ulkonäön vertailu soveltuu mittoja paremmin naaraiden lajinmääritykseen, sillä yhdelläkään lajilla ei ollut samaa yhdistelmää luokiteltuja ominaisuuksia.

#### 4.4 Lajien esiintymishistoria ja uhanalaisuus

Tutkimukseni tulokset lajien esiintymisestä tuovat hyvin esille oikean taksonomisen luokittelun tärkeyden lajien uhanalaisuuden arvioinnissa. Koska aiemmin Suomessa (ja Euroopassa) kaikki *Stylops*-suvun havainnot ovat olleet yhdistettynä yhteen lajiin (*Stylops melittae*), on sen uhanalaisuusluokitus ollut elinvoimainen (Söderman 2010). Tässä esitetyn taksonomisen luokittelun mukaan kuva on aivan erilainen. Uusimassa kierresiipisten uhanalaisuusarviossa käytettiin tutkimukseni aineistoa ja tuloksia lajien esiintymisestä (Lähteenaro & Paukkunen 2019). Suomen lisäksi ainoastaan Tšekissä on käytetty uhanalaisuusarvioinnissa nykyistä taksonomista luokittelua (Straka ym. 2017).

Suomessa huolestuttavin muutos on nähtävissä *Stylops thwaitesi* -lajin kohdalla. Ennen 1960-lukua laji oli elinvoimainen, minkä jälkeen havaintojen määrä lähti nopeaan ja jyrkkään laskuun. Viimeisin havainto on vuodelta 1978. Uusimassa uhanalaisuusarvioinnissa laji luokiteltiin erittäin uhanalaiseksi (Lähteenaro & Paukkunen 2019), mutta todellisuudessa laji on saattanut jo hävitä Suomesta. Ravintoketjussa korkeammalla olevat lajit, kuten erikoistuneet parasitoidit, ovat herkempiä ympäristön muutoksille. Tämä johtuu niiden riippuvuudesta alemmista trofiatasoista (Glasser 1982, Holt 1996). Parasitoidien kannat ovat usein pienempiä ja vaihtelevampia kuin niiden isäntälajien (Kruess & Tscharntke 1994), jolloin elinympäristöjen kadotessa niiden on vaikeampi siirtyä jäljellä oleviin suotuisiin ympäristöihin (Komonen ym. 2000). *S. thwaitesi* -lajin romahtamiseen on vaikuttanut lajin isäntälajien kantojen väheneminen. Sen isännät ovat perinnebiotooppien lajeja, jotka ovat harvinaistuneet sopivien elinympäristöjen

kadotessa. Suuri uhkatekijä isäntälajeille on niittyjen ja ketojen umpeenkasvu. Suomen kuudesta *Taeniandrena*-alasuvun maamehiläislajista kolme on luokiteltu uhanalaiseksi ja yksi hävinneeksi (Paukkunen ym. 2019). Tšekin vuoden 2017 punaisessa kirjassa laji on luokiteltu äärimmäisen uhanalaiseksi (Straka ym. 2017).

*S. ater* on aineistoni perusteella Suomessa suhteellisen harvinainen ja uusimmassa uhanalaisuusarvioinnissa laji luokiteltiin silmälläpidettäväksi. Sen molemmat isäntälajit ovat näyttäviä ja niitä löytyy paljon kokoelmista. 2000-luvulla kerättyjä loisittuja näytteitä löytyi tästä huolimatta vain muutama. Loisittujen yksilöiden osuus on laskenut Pekkarisen ja Raatikaisen (1973) tutkimuksesta. Lajin harvinaistumiseen viittaa myös sen saama uhanalaisuusluokitus Tšekissä. Tšekin vuoden 2017 uhanalaisuusarvioinnissa se arvoitiin silmälläpidettäväksi.

Aineistoni perusteella Suomessa *Andrena*-alasuvussa loisivat lajit (*S. nevsoni* ja *S. japonicus*) ovat elinvoimaisia ja suhteellisen yleisiä. Loisittujen yksilöiden osuudet verrattuna Pekkarisen ja Raatikaisen (1973) ilmoittamiin eivät ole muuttuneet merkittävästi, mikä viittaa kantojen kokojen vakauteen. Kirjallisuudesta löytyy kuitenkin viitteitä lajien kantojen koon vähentymisestä muualla. Englannissa 1800-luvun loppupuolella tehdyissä tutkimuksissa jopa 90 prosenttia kerätyistä *Andrena lapponica* -yksilöistä oli stylopisoitu (Pierce 1902, Theobald 1887). Vastaava luku omassa aineistossani oli 2,8 %. Tämä voi kuitenkin johtua lajin paikallisesta runsaudesta tietyssä keräyspaikassa.

*S. spreta* ja *S. ex Andrena fuscipes* lajien esiintymisestä ei aineiston vähyiden vuoksi voi tehdä päätelmiä.

#### 4.5 Isännät useammin naaraita

Kierresiipisten tiedetään loisivan pistiäisissä useammin naaraita kuin koiraita (Pierce 1909, Salt 1931, Linsley & MacSwain 1957). Tämän on arveltu johtuvan kierresiipisten sopeutumisesta loisimaan etupäässä naaraita. Naaraiden suosiminen voi johtua niiden suuremmasta koosta, mikä lisää käytettäviä resursseja sekä niiden selviytymistodennäköisyyttä talven yli (Straka ym. 2011) tai naaraiden elinkierron erikoispiirteistä. Esimerkiksi paperiampiiaisilla (Polistinae) kierresiipiset loisivat pääasiassa ensimmäisen sukupolven työläisnaaraita (Beani 2006). Omat tulokseni olivat tämän kanssa suurimmalta osalta yhdenmukaisia. *Stylops thwaitesi* -lajilla isännän sukupuolella ei näyttänyt olevan yhtä suurta merkitystä, sillä sukupuolijakauma oli tasainen. Syynä tähän voi olla

isäntälajien vinoutunut sukupuolijakauma. Ainakin *A. intermedia* koiraita tavataan naaraita enemmän Suomessa sekä muualla Euroopassa (Peeters ym. 2012).

#### 4.6 Superparasitismiin vaikuttavia tekijöitä

Isännän suuren koon on ajateltu vaikuttavan positiivisesti superparasitismien yleisyyteen (Harvey ym. 2004). Tätä tukevat tutkimukset ovat kuitenkin usein tarkastelleet idiobiontteja lajeja, jolloin isännän koko kuvastaa käytettäviä resursseja loisinnan hetkellä (Dorn & Beckage 2007). Kierresiipisten superparasitismien yleisyyteen vaikuttavien tekijöiden arviointi on hankalampaa, sillä isännät kehittyvät aikuiseksi saakka, joten loisintahetken koko ei heijasta koko kehityksen aikana tarvittavia resursseja. Suomessa esiintyvien kierresiipisten isännistä *S. ater* on suurikokoisin. Kuitenkin niillä esiintyy vähiten superparasitismia, eikä yhdessäkään näytteessä ollut enempää kuin kahta kierresiipistä. Tämä voi selittyä isäntien pesimistavoilla. Sekä *Andrena vaga* että *A. cineraria* muodostavat suuria yhdyskuntia. Koska isäntiä esiintyy yhdessä paikassa runsaasti, superparasitismi ei ole kannattavaa.

Superparasitismi vähentää loisyksilön käytössä olevia resursseja ja laskee isännän selviytymistodennäköisyyttä. Tämä on kierresiipisille huomattava haitta, sillä niiden elinkaari on riippuvainen isännän kehitymisestä aikuiseksi asti. Superparasitismi on kuitenkin suhteellisen yleistä *Stylops*-suvussa. Selittäviä tekijöitä saattavat olla isäntien saatavuus sekä planidium-toukkien isännänetsintätapa. Useimmat maamehiläislajit pesivät erillään muista saman lajin yksilöistä, jolloin tietyllä alueella voi olla hankalaa löytää sopivaa isäntää. Foreettisen leviämistavan takia planidium-toukat eivät voi tietää ennalta, ovatko pesässä olevat toukat jo loisittuja vai eivät. Saman isännän kyytiin voi myöskin tulla useampi planidium-toukka kerralla. Näissä tapauksissa superparasitismi on paras vaihtoehto.

Superparasitismien kannattavuuteen vaikuttaa myös loisten sukulaisuus. Loiset voivat olla keskenään sisaruksia tai lajitovereita (Van Alphen & Visser 1990). Samassa isännässä olevat sisarukset joutuvat kilpailemaan samoista resursseista, mikä ei ole yhtä kannattavaa kuin lajitoverin kanssa kilpailu. En tarkastellut tutkimuksessani samassa isäntäyksilössä olevien kierresiipisten sukulaisuussuhteita. Tätä on tutkittu *Polistes*-paperiampiaisilla (Hymenoptera, Vespidae) loisivilla *Xenos*-suvun kierresiipisillä (Strepsiptera, Stylopidae). Vannini ym. (2008)

totesivat haplotyyppien avulla, etteivät samassa isäntäyksilössä olevat kierresiipiset usein olleet sukua toisilleen.

#### 4.7 Tulosten luotettavuus

Tutkimukseni suurin rajoittava tekijä oli aineiston vähyys ja sen soveltuvuus erilaisiin menetelmiin. Morfologisissa tarkasteluissa aineiston koko esti parametrusten testien käytön ja osasta lajeista testien käytön kokonaan. Suurin ongelma oli lajien *Stylops spreta* ja *Stylop sp. ex Andrena fuscipes* kohdalla. Yhdestä tai kahdesta yksilöstä ei voi tehdä päteviä päätelmiä lajien ominaisuuksista, esiintymisalueista tai esiintymishistoriasta Suomessa.

Koska hyönteiskokoelmissa on isäntäyksilöitä ajallisesti epätasainen määrä, olisi kattava loisintojen yleisyyden selvitys vaatinut kaikkien kokoelmissa olevien isäntäyksilöiden löytövuosien tarkastelua. Tämä ei ollut tutkimukseni puitteissa mahdollista.

Näytteiden ikä ja keräystapa vaikuttivat DNA-viivakoodianalyysien onnistumiseen. Monet näytteet oli kerätty kauan sitten, ja ne oli preparoitu neulaamalla, jolloin näytteet olivat kuivuneet. DNA rappeutuu iän myötä, eikä se säily yhtä hyvin kuivuneissa näytteissä kuin etanoliin säilötyissä. Monissa naaraissa oli sisällä planidium-toukkia, mikä aiheuttaa ongelmia heterotsygotian takia.

Taksonominen luokitteluni pohjautui paljolti Strakan ym. (2015) alustavaan taksonomiseen luokitteluun. Luokittelu on kuitenkin suhteellisen tuore, eikä se ole vakiintunut. Osa tutkijoista käyttää edelleen eri nimistöä. Straka ym. tiedostavat itsekkin tiedon puutteellisuuden monien lajien kohdalla. Monista lajeista ei esimerkiksi ole onnistuttu saamaan DNA-viivakoodeja tukemaan taksonomista luokittelua. Kuten löytöni *Stylops japonicus* -lajin esiintymisestä Euroopassa osoittaa, lajien esiintymisalueetkaan eivät ole hyvin tunnettuja. Jos meillä esiintyy yksi itäiseen palearktiseen alueeseen yhdistetty laji, on mahdollista, että sellaisia on enemmänkin. Suomessa saattaisi esiintyä *Micandrena*-alasuvun eurooppalaisen lajin loisen *Stylops spreta* sijasta itä-palearktisen alueen *S. kaguyae* (Kifune & Hirashima 1985). Asian varmistus vaatisi onnistunutta DNA-viivakoodia lajista.

#### 4.8 Suomessa esiintyvät lajit

Alla esitän yhteenvedon kaikista Suomesta löytyneistä *Stylops*-suvun kierresiipisistä. Yhteenvetoihin on liitetty myös lajin muualla maailmassa raportoidut isäntälajit. Yhteenveto sisältää myös aineistoni pohjalta havaitut aikavälit, jolloin Suomessa loisinta on näkyvissä ulospäin sekä aikavälin, jolloin planidium-toukat ovat tulleet ulos naaraan sukuaukosta. Levinneisyysalueeksi on valittu eliömaakunnat, joista lajeista on havaintoja.

*Stylops thwaitesi* Perkins, 1918

Ketokierresiipi

EN – Erittäin uhanalainen

Isännät Suomessa:

*Andrena (Taeniandrena) gelriae* van der Vecht, 1927, *A. (T.) intermedia* Thomson, 1870, *A. (T.) wilkella* (Kirby, 1802).

Muut isännät:

*Andrena (Taeniandrena) ovatula* (Kirby, 1802), *A. (T.) similis* Smith, 1849, *A. (T.) albofasciata* Thomson, 1870 *A. (T.) ezoensis* Hirashima, 1965.

Stylopisaatio havaittavissa: 3.VI–12.VII.

Planidium-toukat: 22.VI–12.VII.

Loisittujen yksilöiden osuus: 6,3 %.

Elinympäristö: Paahteiset perinneympäristöt, hernekasveja kasvavat niityt ja kedot.

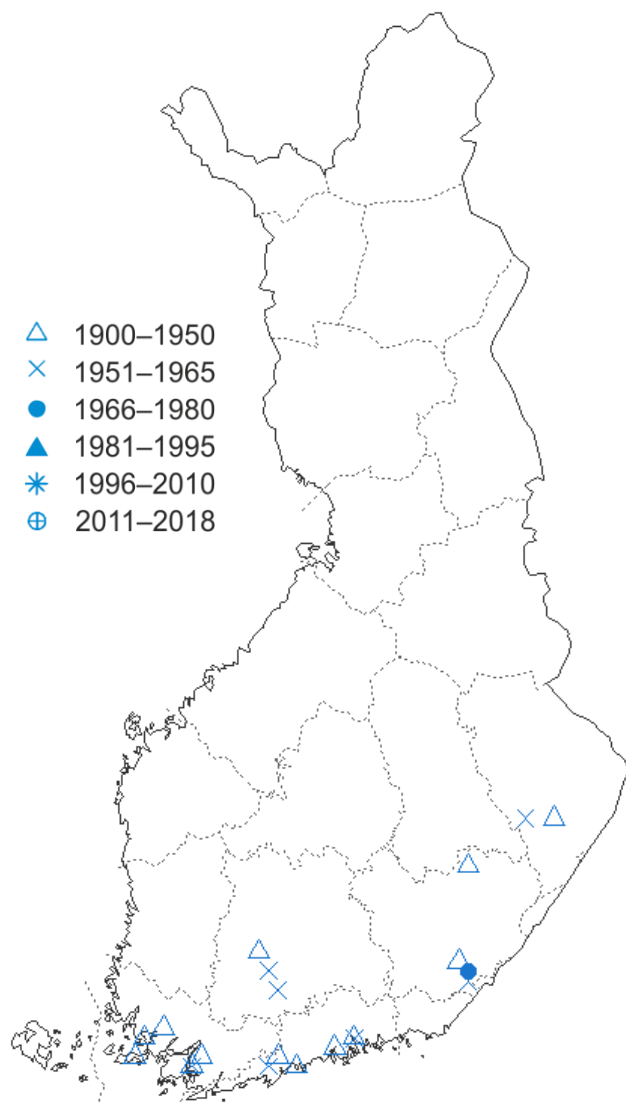
Naaraan morfologia:

Eturuumiin pituus 1–1,3 mm, leveys

hengitysaukkojen välillä 0,8–1,1 mm, sukuaukon

leveys 0,5 mm (90 % päänleveydestä), yläleukojen väli

0,1–0,2 mm.

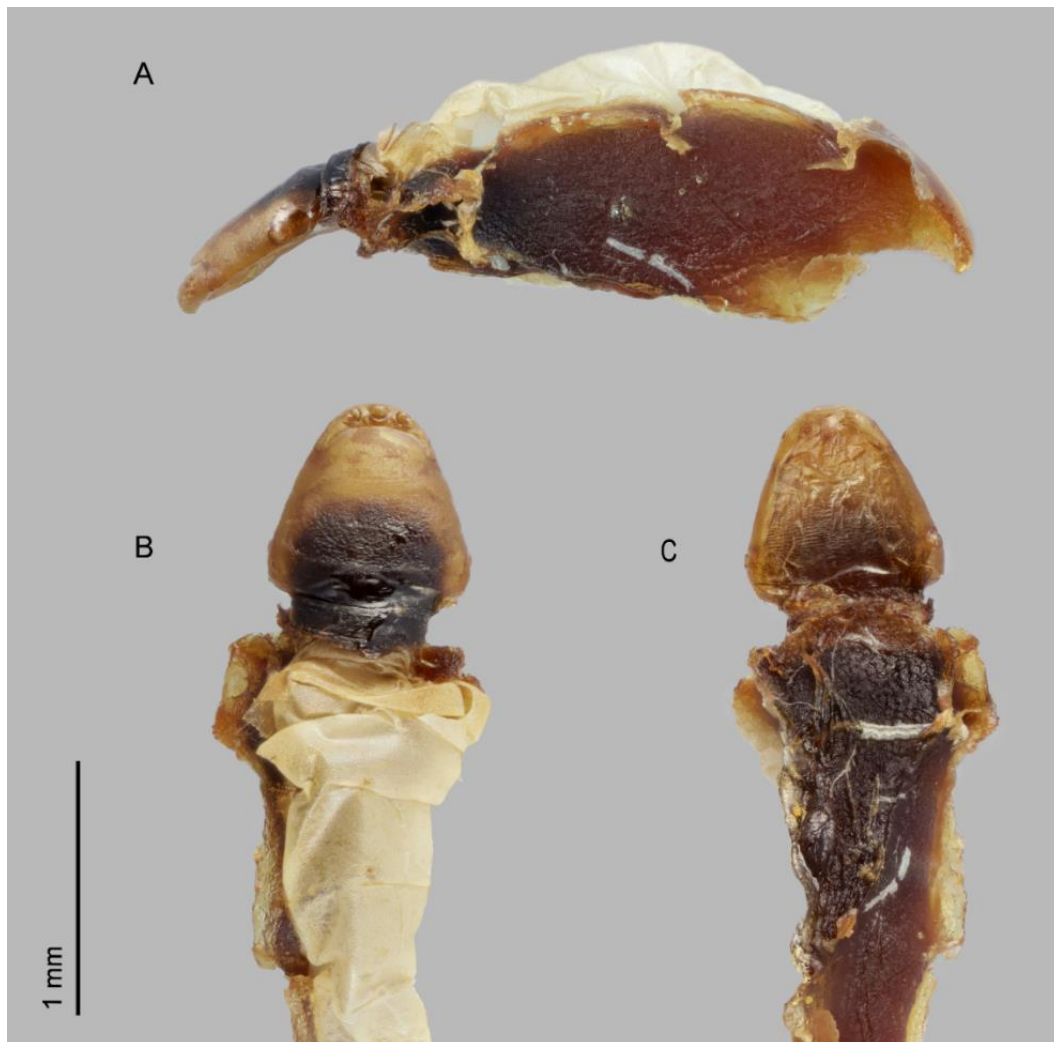


Kuva 20. Ketokierresiiven (*Stylops thwaitesi*) levinneisyys. Karttaan on merkitty lajin havainnot eri ajanjaksoina.



Eturuumin laidat hieman tummemmin pigmentoituneet kuin keskusta, tyvijuova vahvasti pigmentoitunut n. sukuaukon leveydeltä ja jatkuu päätä kohti koko metathoraxin pituudelta ja hieman sen yli. Ensimmäisen jaokkeen laidat vaaleat. Pään kulmat keskeltä lievästi kuopalla. Pään harjanne sukuaukon reunoilla lievästi kuroutunut takaruumista kohti. Sukuaukon lippa yltää reilusti pään reunojen yli, muodoltaan pyöreähkö. Pään lippa kaartuu lievästi alaspäin ja on leveä sekä reunoiltaan pyöristynyt. Eturuumis kaventuu selkeästi kärkeä kohti.

Millään muulla Suomen lajien naaraalla 1. segmentin laidat eivät ole yhtä jyrkkärajaisen vaaleat. Kangaskierresiiven (*Stylops japonicus*) ja pensaskierresiiven (*S. nevinsoni*) tyvijuova saattaa yltää melkein yhtä pitkälle päätä kohden (useimmiten ei kuitenkaan meta- ja mesothoraxin rajakohtaa pidemmälle), mutta se ei ole yhtä selkeärajainen.



Kuva 20. *Stylops thwaitesi* -naaras A) kylki-, B) vatsa- ja C) selkäpuolelta.

Kuva: Meri Lähteenaro Kuvankäsittely: Meri Lähteenaro & Max Söderholm.

*Stylops ater* Reichert, 1914

Kevätkierresiipi

NT – silmällä pidettävä

Isännät Suomessa:

*Andrena* (*Melandrena*) *cineraria* (Linnaeus, 1758), *A. (M.) vaga* Panzer, 1799.

Stylopisaatio havaittavissa: 14.IV – 10.VII.

Planidium-toukat: 20.V – 6.VII.

Loisittujen yksilöiden osuus: 1,3 %.

Elinympäristö: Paahteiset perinneympäristöt, kuivat niityt, kedot ja nummet.

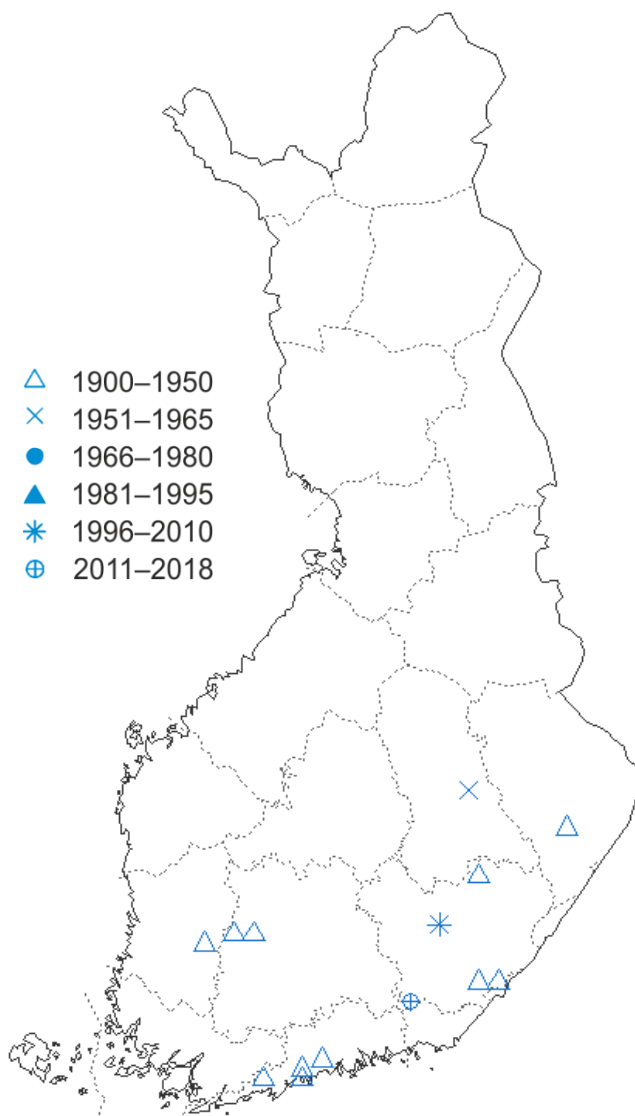
Naaraan morfologia:

Eturuumiin pituus 1,4–1,7 mm, leveys hengitysaukkojen välillä 1,1 – 1,4 mm, sukuaukon leveys 0,5–0,6 mm (80 % päänleveydestä), yläleukojen väli 0,2 mm.

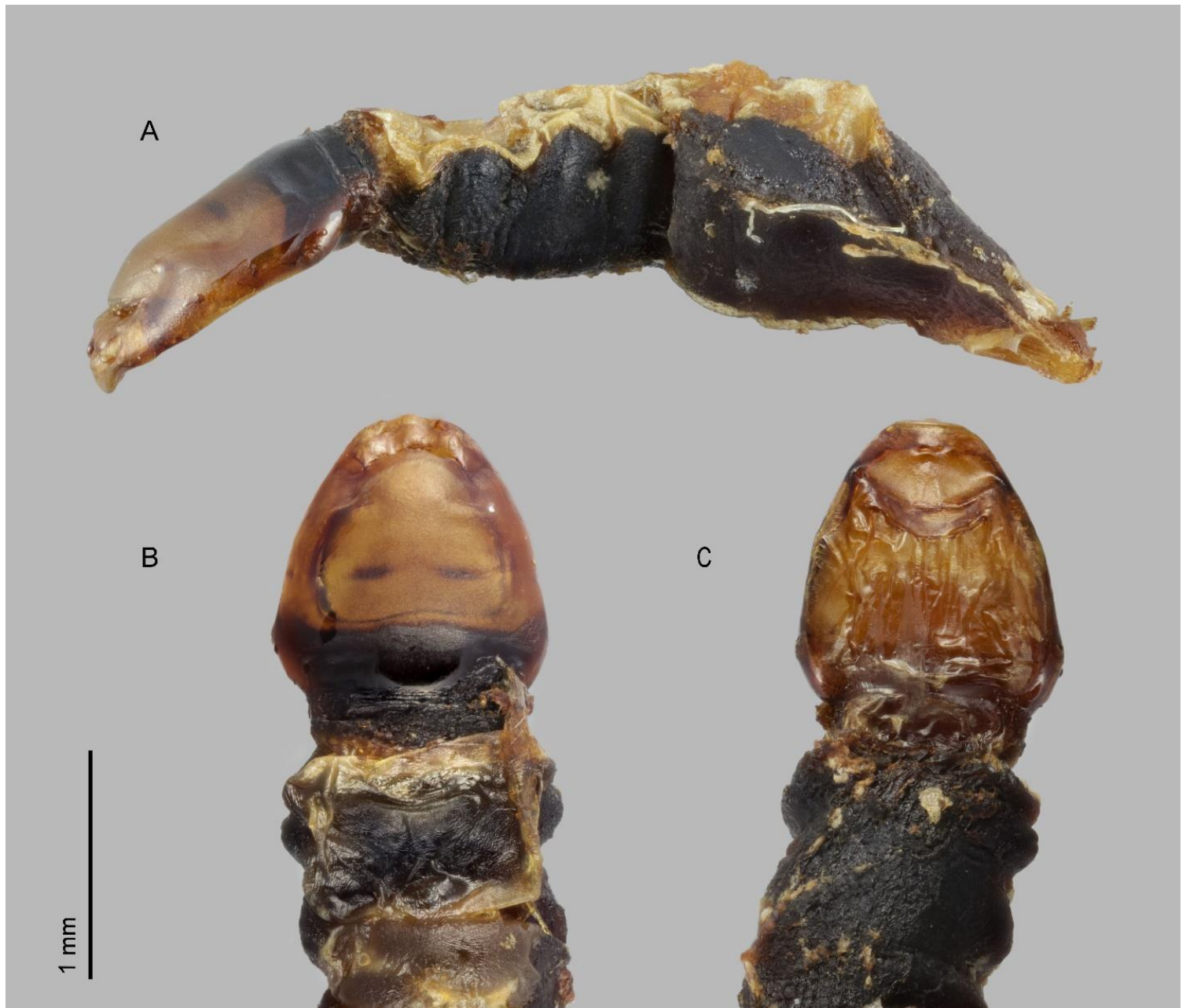
Tyvijuova vahvasti pigmentoitunut koko hengitysaukkojen väliseltä leveydeltä ja rajoittunut selkeästi ensimmäiseen jaokkeeseen. Meso- ja metathoraxin rajalla

kaksi selkeää viivamaista tummaa laikkua. Pään kulmat suorat. Pään harjanne sukuaukon reunoilla kuroutunut takaruumista kohti voimakkaasti muodostaen U-kirjaimen. Sukuaukon lippa yltää harvoin pään reunojen yli, muodoltaan pyöreähkö tai tasainen. Pään lippa kaartuu voimakkaasti alaspäin ja on tasainen sekä leveä. Eturuumis kaventuu lievästi kärkeä kohti.

Kevätkierresiipi on kookkaampi kuin muut suomen lajit. Millään muulla lajilla ei ole sille tyypillistä väritystä, eturuumiin levyistä tyvijuovaa ja kahta laikkua.



Kuva 21. Kevätkierresiiven (*Stylops ater*) levinneisyys. Karttaan on merkitty lajin havainnot eri ajanjaksoina.



Kuva 22. *Stylops ater* -naaras A) kylki-, B) vatsa- ja C) selkäpuolelta.  
 Kuva: Meri Lähteenaro Kuvankäsittely: Meri Lähteenaro & Max Söderholm.

*Stylops japonicus* Kifune & Hirashima, 1985

Kangaskierresiipi

LC - elinvoimainen

Isännät Suomessa:

*Andrena* (*Andrena*) *lapponica* Zetterstedt, 1838.

Muut isännät:

*Andrena* (*Andrena*) *benefica* Tadauchi & Hirashima, 1987, *A.* (*A.*) *maukensis* Matsumura, 1911, *A.* (*A.*) *longitibialis* Hirashima, 1962, *A.* (*A.*) *lapponica shirozui* Hirashima, 1962, *A.* (*A.*) *nawai* Cockerell, 1913, *A.* (*A.*) *aburana* Hirashima, 1962, *A.* (*A.*) *sakagamii* Tadauchi, Hirashima & Matsumura, 1987.

Stylopisaatio havaittavissa: 5.V–19.VII.

Planidium-toukat: 9:VI–4.VII.

Loisittujen yksilöiden osuus: 2,9 %.

Elinympäristö: Kuivahkot ja karut kankaat.

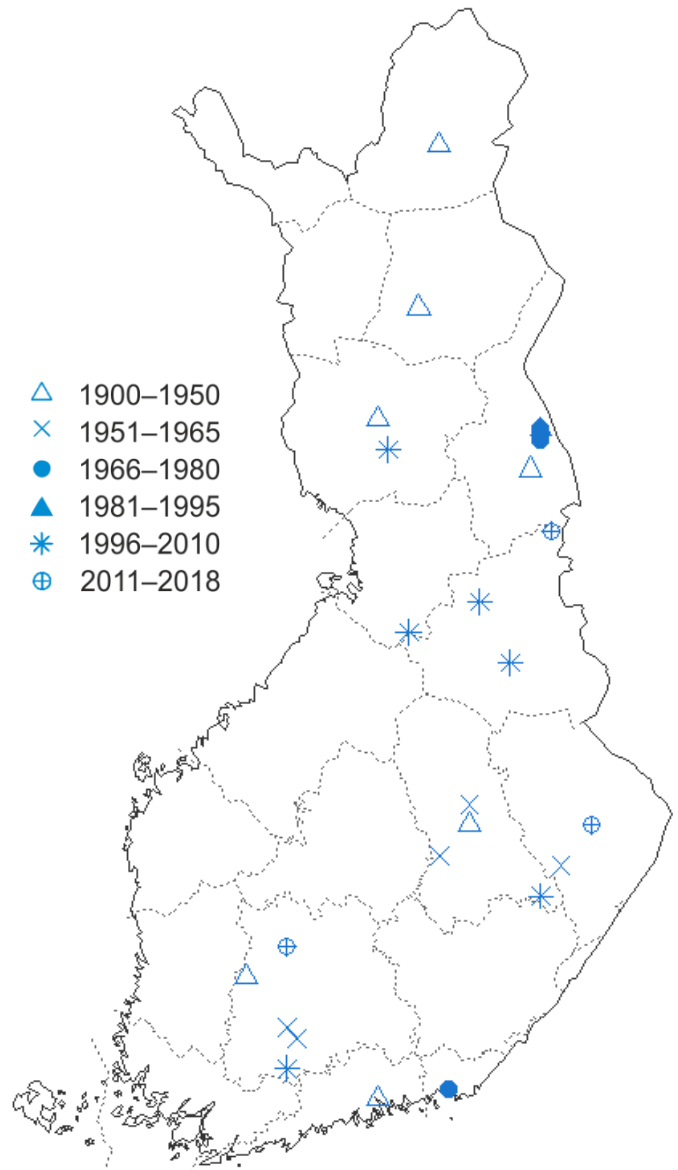
Naaraan morfologia:

Eturuumiin pituus 1,1–1,4 mm, leveys

hengitysaukkojen välillä 0,9 – 1,2 mm,

sukuaukon leveys 0,4–0,6 mm (80 %

päänleveydestä), yläleukojen väli 0,1 mm.



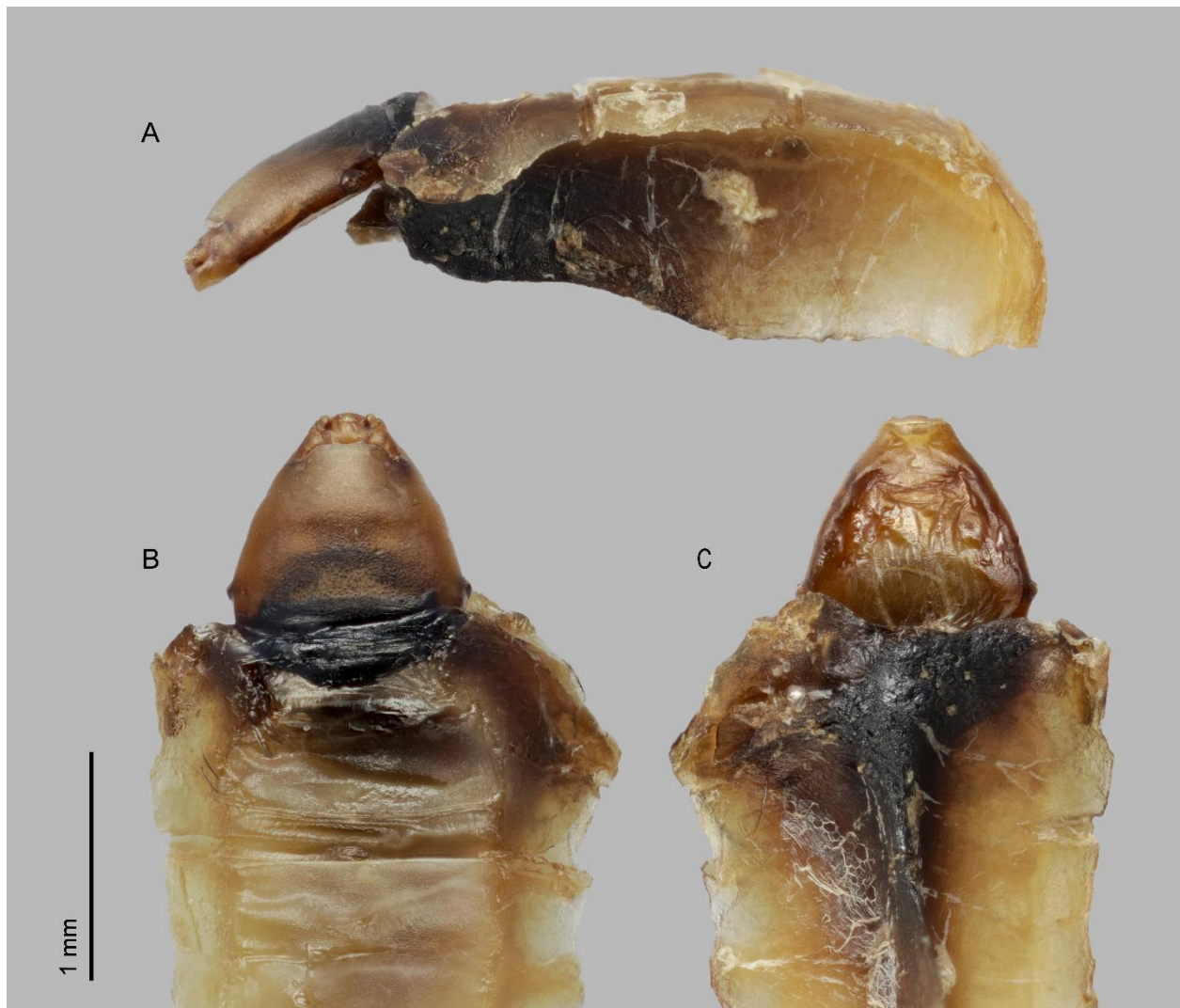
Kuva 23. Kangaskierresiiven (*Stylops japonicus*) levinneisyys. Karttaan on merkitty lajin havainnot eri ajanjaksoina.

Kaksi eri muotoa. Molemmilla muodoilla tyvijuova vahvasti pigmentoitunut melkein koko hengitysaukkojen väliseltä leveydeltä ja jatkuu himmeten päätä kohti muodostaen puoliympyrän. Puoliympyrän keskellä usein vaaleampi sirppimäinen alue. Pään harjanteiden reunoissa tummempaa väritystä. B-muodolla usein vahvempi väritys. A-muodolla pään kulmat suorat, B-muodolla pyöreät. Molemmilla muodoilla pään harjanne sukuaukon reunoilla kuroutunut lievästi takaruumista kohti. Sukuaukkojen lipat yltävät melko pitkälle pään reunojen yli ja ovat



muodoiltaan pyöreähköt. Pään lipat kaartuvat lievästi alaspäin ja ovat kapeita sekä tasaisia. A-muodolla eturuumis kaventuu voimakkaasti kärkeä kohti, jolloin koko eturuumis on melkein kolmiomainen. B-muodon eturuumis on paljon pyöreämpi ja usein pidempi. A-muoto yleisempi.

B-muodon väritys voi muistuttaa ketokierresiiven (*S. thwaitesi*) väritystä, mutta kangaskierresiiven pään lipa on selkeästi kapeampi. Kangaskierresiipi naaraat muistuttavat myös hieman pensaskierresiipeä (*S. nevinsoni*). Pensaskierresiiven tyvijuova on kuitenkin muodoltaan nelikulmiomainen ja loppuu selkeästi meta- ja mesothoraxin rajakohtaan.



Kuva 24. *Stylops japonicus* -naaras (A-muoto). A) kylki-, B) vatsa- ja C) selkäpuolelta.

Kuva: Meri Lähteenaro Kuvankäsittely: Meri Lähteenaro & Max Söderholm.

*Stylops nevinsoni* Perkins, 1918

Pensaskierresiipi

LC - elinvoimainen

Isännät Suomessa:

*Andrena (Andrena) fucata* Smith, 1847.

Muut isännät:

*Andrena (Andrena) synadelpha* Perkins, 1914, *Andrena (Andrena) fulva* (Müller, 1766).

Stylopisaatio havaittavissa: 20.V. – 27.VII.

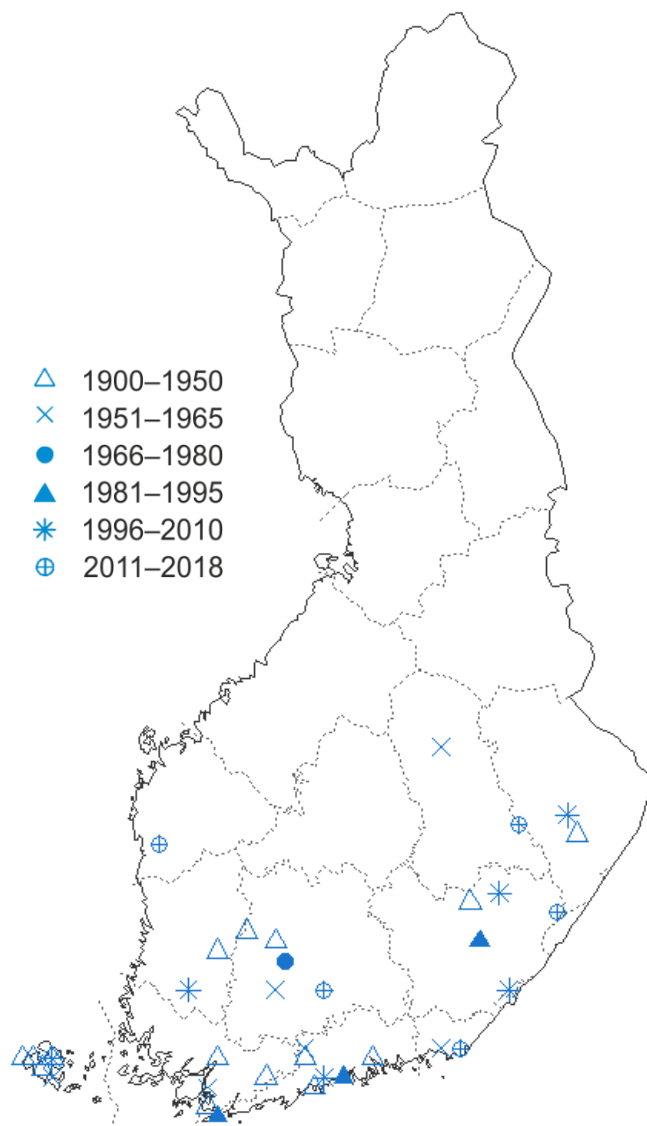
Planidium-toukat: 1.VI. – 27.VII.

Loisittujen yksilöiden osuus: 6,3%

Elinympäristö: Perinneympäristöt ja muut ihmisen muuttamat ympäristöt, kangas- ja metsämaat.

Naaraan morfologia:

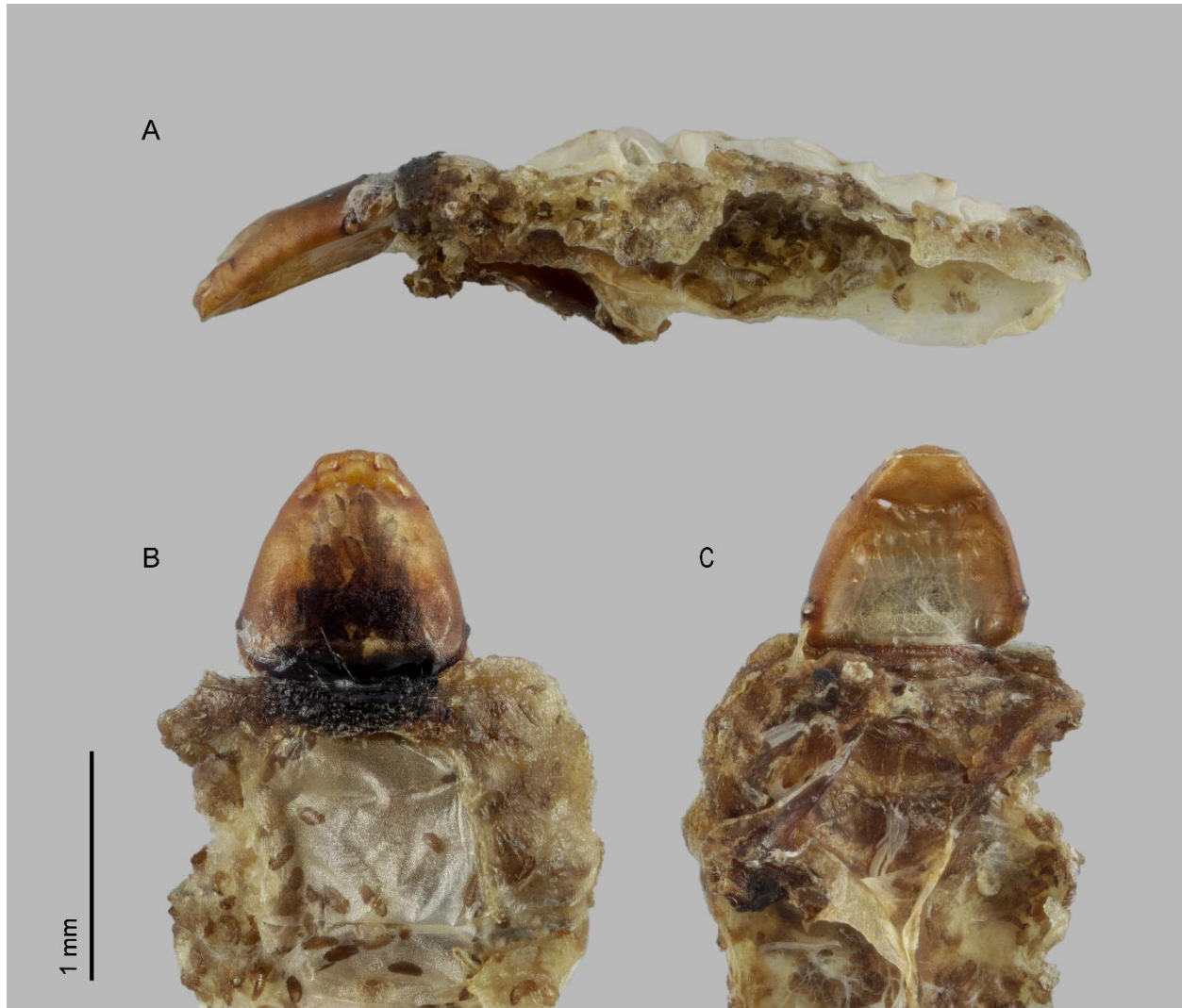
Eturuumiin pituus 1,1–1,4 mm, leveys hengitysaukkojen välillä 1,0–1,1 mm, sukuaukon leveys 0,4–0,5 mm (70 % päänleveydestä), yläleukojen väli 0,1 mm.



Kuva 25. Pensaskierresiiven (*Stylops nevinsoni*) levinneisyys. Karttaan on merkitty lajin havainnot eri ajanjaksoina.

Tyvijuova vahvasti pigmentoitunut noin sukuaukon leveydeltä ja jatkuu himmeten meso- ja metathoraxin rajalle muodostaen neliömäisen kuvion. Meso- ja metathoraxin rajalla kaksi selkeää viivamaista painauma. Pään kulmat suorat. Pään harjanne sukuaukon reunoilla loivasti kuroutunut takaruumista kohti. Sukuaukon lippa yltää noin päänreunojen kohdalle, muodoltaan tasainen. Pään lippa kaartuu lievästi alaspäin ja on pyöristynyt sekä leveä. Eturuumis kaventuu lievästi kärkeä kohti.

Pensaskierresiipi muistuttaa eniten ketokierresiipeä (*Stylops thwaitesi*) ja kangaskierresiipeä (*S. japonicus*). Sen väritys on kuitenkin epämääräisempi kuin ketokierresiiven eikä sen eturuumis ole yhtä kolmiomainen kuin kangaskierresiiven.



Kuva 26. *Stylops nevinsoni* -naaras A) kylki-, B) vatsa- ja C) selkäpuolelta.  
Kuva: Meri Lähteenaro Kuvankäsittely: Meri Lähteenaro & Max Söderholm.

*Stylops spreta* Perkins, 1918

Pikkukierresiipi

DD – puutteellisesti tunnettu

Isännät Suomessa:

*Andrena (Micrandrena) mintuloides* Perkins,  
1914

Muut isännät:

*Andrena (Micrandrena) minutula* (Kirby, 1802),  
*A. (M.) tenuistriata* Pérez, 1895

Loisittujen yksilöiden osuus: 0,3 %

Elinympäristö: Perinneympäristöt ja muut  
ihmisen muuttamat ympäristöt, hiekkaiset niityt.

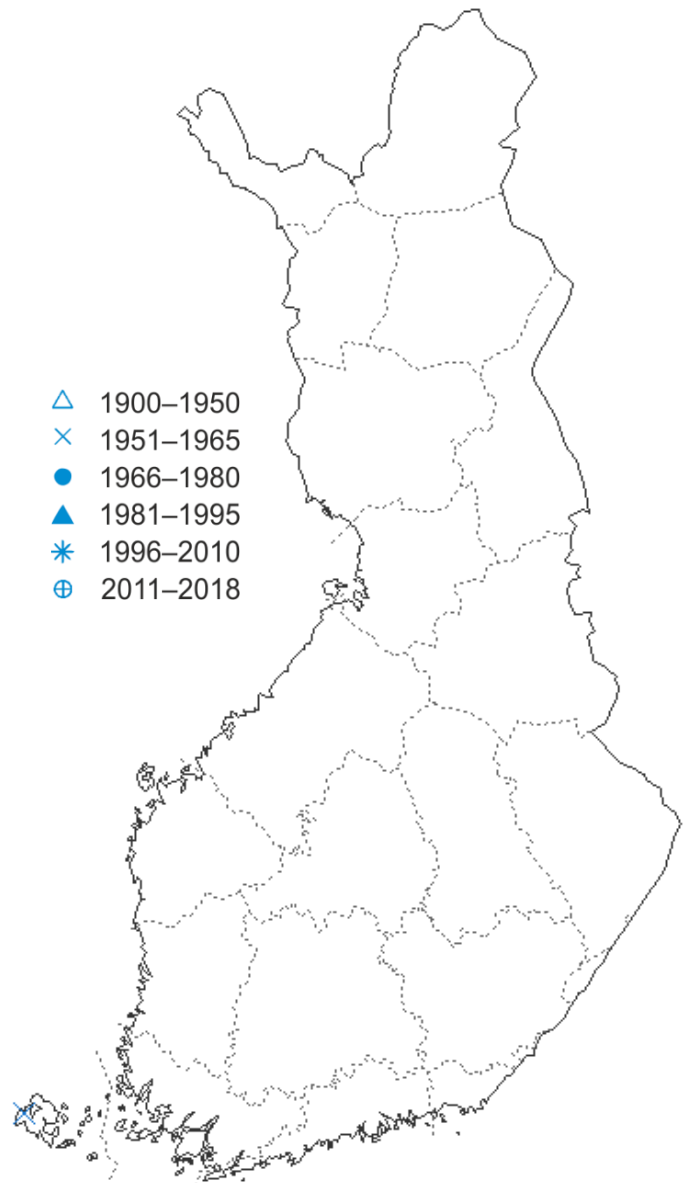
Naaraan morfologia:

Eturuumiin pituus 0,7 mm, leveys  
hengitysaukkojen välillä 0,6 mm, sukaukon  
leveys 0,3 mm (80 % päänleveydestä),  
yläleukojen väli 0,1 mm.

Tyvijuova heikosti pigmentoitunut ensimmäisen  
segmentin alueelta. Yleisväritys vaalea. Pään

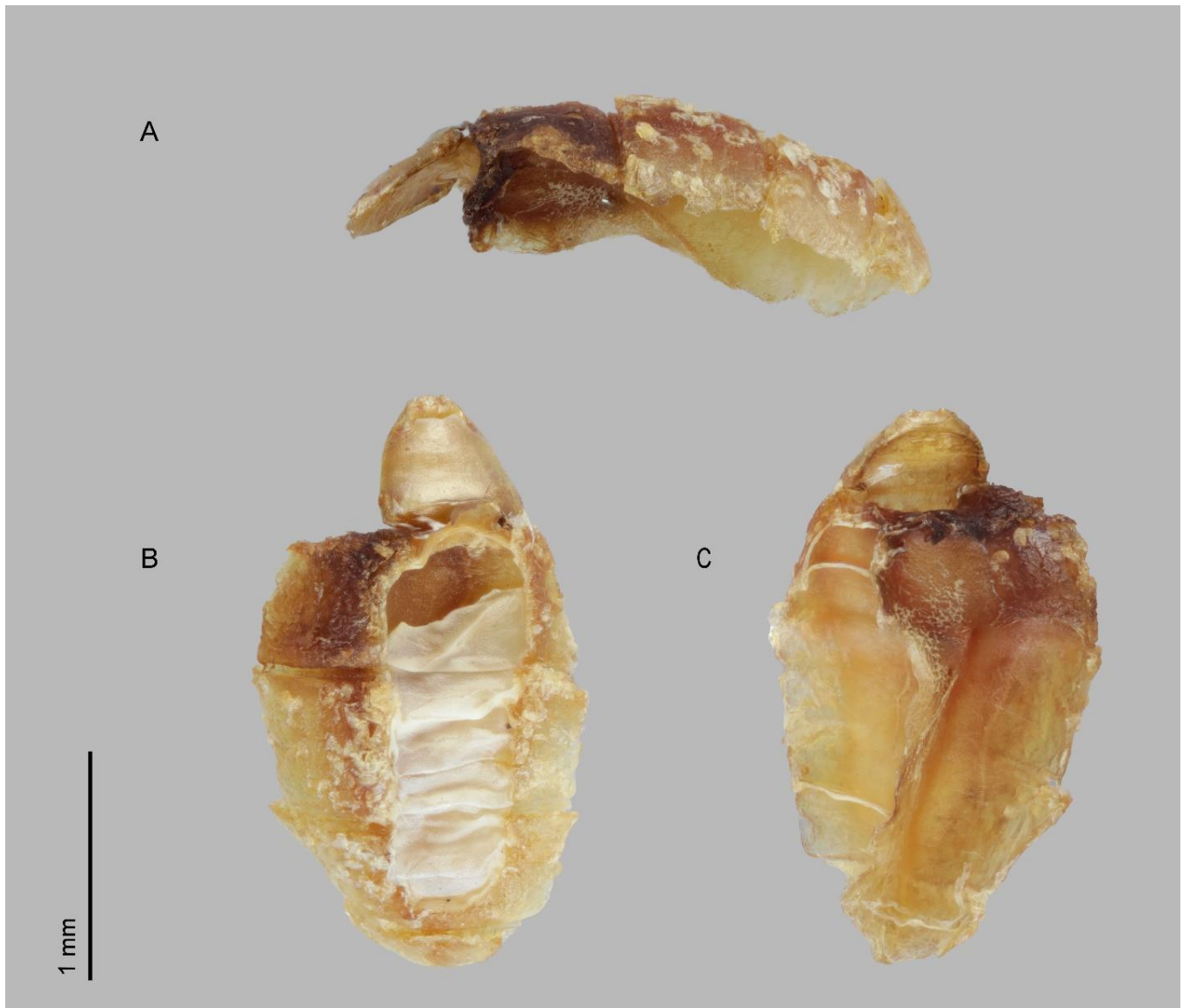
kulmat suorat. Pään harjanne sukaukon reunoilla vahvasti kuroutunut takaruumista kohti  
muodostaen v-kirjaimen. Sukaukon lippa yltää pitkälle päänreunojen kohdalle, muodoltaan  
tasainen. Pään lippa kaartuu lievästi alaspäin ja on pyöristynyt ja leveä. Eturuumis kaventuu kärkeä  
kohti.

Pikkukierresiipi on selkeästi pienempi ja vaaleampi kuin mitkään muut Suomen *Stylops*-  
lajit.



Kuva 27. Ainoa Suomesta löytynyt pikkukierresiipi (*Stylops spreta*) on kerätty Ahvenanmaalta vuonna 1953.





Kuva 28. *Stylops spreta* -naaras A) kylki-, B) vatsa- ja C) selkäpuolelta.  
Kuva: Meri Lähteenaro Kuvankäsittely: Meri Lähteenaro & Max Söderholm.

*Stylops* sp. (ex *Andrena fuscipes*)

Isännät Suomessa:

*Andrena* (*Cnemiandrena*) *fuscipes* (Kirby, 1802)

Loisittujen yksilöiden osuus: 0,2 %

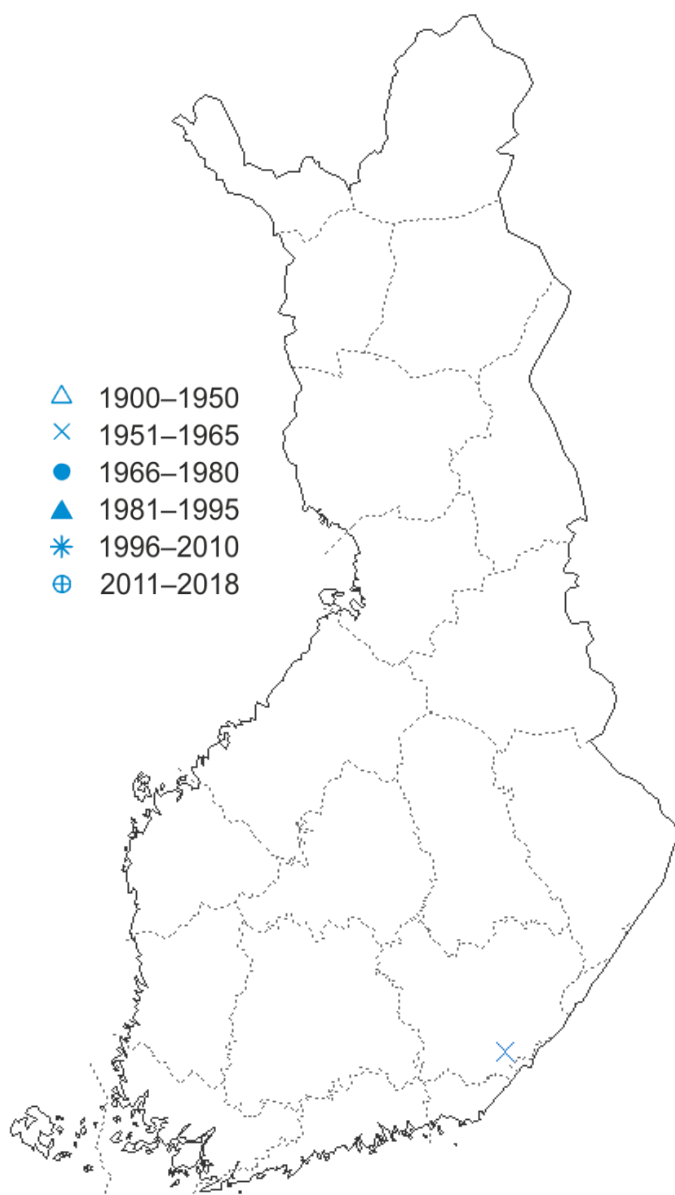
Elinympäristö: Kuivahkot ja paahteiset kankaat, harjumetsät, erityisesti kanervikot.

Naaraan morfologia:

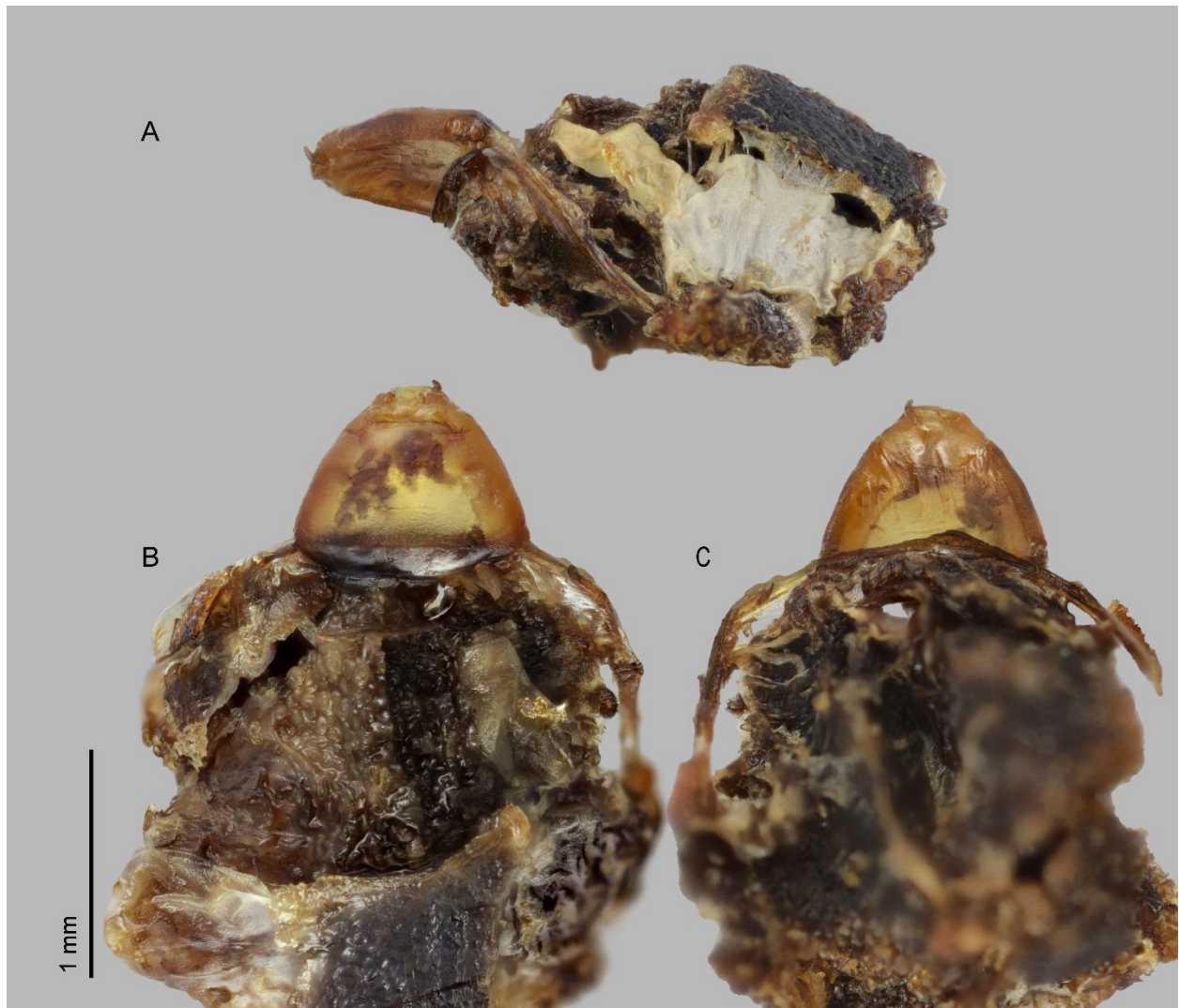
Eturuumiin pituus 0,9–1,0 mm, leveys hengitysaukkojen välillä 1,0–1,1 mm, sukuaukon leveys 0,4–0,5 mm (70 % päänleveydestä), yläleukojen väli 0,1 mm.

Tyvijuova himmeästi pigmentoitunut ensimmäisen segmentin leveydeltä, vahvemmin sen tyveltä. Pään kulmat keskeltä kuopalla. Pään harjanne sukuaukon reunoilla melkein suora. Sukuaukon lippa yltää noin päänreunojen kohdalle, muodoltaan tasainen. Pään lippa kaartuu lievästi alaspäin ja on tasainen ja kapea. Eturuumis kaventuu kärkeä kohti.

Verrattuna muihin Suomen lajeihin *Stylops* sp. (ex. *Andrena fuscipes*) eturuumis on mittasuhteiltaan litistyneempi pystysuunnassa. Sen päänharjanteet ovat selkeästi suuremmat kuin muilla lajeilla. Värytykseltään se muistuttaa eniten pikkukierresiipeä (*Stylops spreta*) mutta on sitä selkeästi suurempi.



Kuva 29. Suomen ainoa stylopisoitu *Andrena fuscipes* on löytynyt Lappeenrannasta vuonna 1964.



Kuva 30. *Stylops ex Andrea fuscipes* -naaras A) kylki-, B) vatsa- ja C) selkäpuolelta.  
 Kuva: Meri Lähteenaro Kuvankäsittely: Meri Lähteenaro & Max Söderholm.

## 5. Yhteenveto ja johtopäätökset

Tutkimukseni antaa arvokasta tietoa Suomen kierresiipislajistosta. Siinä tarkasteltiin ensimmäistä kertaa *Stylops*-suvun esiintymistä nykyisen taksonomisen luokittelun mukaisesti. Tämän myötä lajistomme on muuttunut täysin. *Stylops melittae* ei aiemmista tiedoista poiketen esiinny Suomessa, vaan meillä esiintyy viisi muuta *Stylops*-lajia: *Stylops thwaitesi*, *S. ater*, *S. nevinsoni*, *S. japonicus* ja *S. sprete*. Taksonomian päivityksen tärkeys näkyy lajien uhanalaisuuksia tarkastellessa. *Stylops melittae* oli luokiteltu elinvoimaiseksi. Päivitetyt taksonomian myötä yksi lajeistamme on erittäin uhanalainen (*Stylops thwaitesi*) ja toinen silmällä pidettävä (*Stylops ater*).

Tutkimukseni tuki Strakan (2015) *Stylops*-suvun luokittelua. Euroopassa on selkeästi enemmän kuin yksi *Stylops*-laji, minkä takia luokittelun muuttaminen myös Suomessa on perusteltua. Tutkimukseni antoi lisätietoa *Stylops*-lajien esiintymisalueista. *Stylops japonicus* esiintyy aiemmista tiedoista poiketen myös Euroopassa. Lisäksi se antoi uutta tietoa usean lajin isäntälajisuhteista. Monia aineistoni isäntälajeja ei olla yhdistetty aiemmin tiettyihin kierresiipislajeihin.

Kierresiipisten lajinmäärittämisessä on tärkeää yhdistellä ekologian, perimän ja morfologian tietoja. Monien lajien isäntälajeja ei vielä tarkkaan tunneta. DNA-aineiston käyttö auttaa selvittämään isäntälajeja. Aineistoni pohjalta lajien naaraiden kryptisyys on liioiteltua. Vaikka naaraiden mitat vaihtelevat paljon lajien sisällä, on jokaisella lajilla niille ominaiset tuntomerkit.

Kierresiipisiin keskittyneitä tutkijoita ei ole ollut pitkään aikaan Suomessa. Uusien näytteiden laajamittainen kerääminen on tärkeää *Stylops*-suvun tuntemuksen lisäämiseksi. Tutkimusta varten keräämääni aineisto toimii hyvänä pohjana aiheesta kiinnostuneille tutkijoille. Suurin osa fyysistä näytteistä on siirretty osaksi Luomuksen Strepsiptera-kokoelmaa ja muu aineisto on tallennettu julkisesti tietokantoihin (BOLD, Kotka).

## 6. Kiitokset

Haluan kiittää Luonnontieteellistä keskusmuseota, Helsingin hyönteistieteellistä yhdistystä sekä Raija ja Ossi Tuuliaisen säätiötä tutkielmani eri osa-alueiden rahoittamisesta.

Olen kiitollinen Jakub Strakalle, Jeyaraney Kathirithambylle, Hans Pohlille, Yuta Nakaselle sekä Kateřina Jůzoválle neuvonannoista. Ilman heidän asiantuntemustaan tutkielmani ei olisi ollut mahdollinen.

Kiitos myös Veikko Rinteelle (Turun yliopisto) SEM-kuvauksen saloihin opettamisesta ja Villu Soonille (Tarton yliopisto) näytteiden lainaamisesta.

Tahdon kiittää koko Luomuksen henkilökuntaa graduni teon aikana saamastani tuesta ja seurasta. Elviira Rättelin apu DNA-viivakoodien kanssa oli korvaamaton ja ilman Mari Kekkosta ja Maria Heikkilää en olisi osannut analysoida niitä. Kiitos Pekka Malinen ja Max Söderholm kuvausavusta. Erityinen kiitos huonetoverilleni Jani Järvelle sekä muille lounasseuralaisille henkisestä tuesta ja käytännön vinkeistä.

Suuri kiitos menee tietenkin graduohjaajilleni Pasi Sihvoselle ja Lauri Kailalle. Kiitos kärsivällisyydestänne ja ennen kaikkea uskostanne minuun. Erityinen kiitos kuuluu epäviralliselle ohjaajalleni Juho Paukkuselle. Asiantuntevien neuvojen lisäksi juuri Juho näytti minulle Luomuksen kierresiipiskokoelmat muutama vuosi sitten. Ilman Juhoa ei olisi käynnistynyt se onnekkaiden sattumusten sarja, joka lopulta johti minut tutkielmani aiheen pariin.

## 7. Kirjallisuus

- Beani, L. 2006. Crazy wasps: when a parasite manipulates *Polistes* phenotype. *Annales Zoologici Fennici* 43: 564–674.
- Bohart, R. M. 1951: The Myrmecolacidae of the Philippines. *Wasmann Journal of Biology* 9: 83–103.
- Bravo, F., Pohl, H., Silva-Neto, A. & Beutel, R. G. 2009: Bahiixenidae, a “living fossil” and a new family of Strepsiptera (Hexapoda) discovered in Brazil. --- *Cladistics* 25: 614–623. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2009.00264.x>
- Cook, J. 2014: Review of the Biology of Parasitic Insects in the Order Strepsiptera. — *Comparative Parasitology* 81: 134–151.
- Dorn, S. & Beckakge, N. 2007: Superparasitism in gregarious hymenopteran parasitoids: ecological, behavioural and physiological perspectives. — *Physiological Entomology* 32: 199–211.
- Engel, M. S., Huang, D., Breitkreuz, L., Azar, D., Cai, C. & Alvarado, M. 2015: A new twisted-wing parasitoid from mid-Cretaceous amber of Myanmar (Strepsiptera). *Cretaceous Research* 58: 160–167.
- Erezyilmaz, D. F., Hayward, A., Huang, Y., Paps, J., Acs, Z., Delgado, J. A., Collantes, F. & Kathirithamby, J. 2014: Expression of the Pupal Determinant broad during Metamorphic and Neotenic Development of the Strepsipteran *Xenos vesparum* Rossi. --- PLOS ONE 9: e93614. doi:<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093614>
- Falk, S. J. K. 2015: *Andrena*– Mining Bees. — In: Lewington, R. k. (ed.) *Field guide to the bees of Great Britain and Ireland*, 92–196. Bloomsbury Publishing, London.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R. & Vrijenhoek, R. 1994: DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. — *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294–299.
- Fraulob, M., Beutel, R. G., Machida, R. & Pohl, H. 2015: The embryonic development of Stylops ovinae (Strepsiptera, Stylopidae) with emphasis on external morphology. --- *Arthropod Structure & Development* 44: 42–68.
- Glasser, J. W. 1982. On the causes of temporal change in communities: modification of the biotic environment. *American Naturalist* 119: 375–390.
- Harvey, J. A., Bezemer, T. M., Elzinga, J. A. & Strand, M. R. 2004: Development of the solitary endoparasitoid *Microplitis demolitor*: host quality does not increase with host age and size. — *Ecological Entomology* 29: 35–43.

- Hebert, P., Cywinska, A., Ball, S. & deWaard, J. 2003b: Biological identifications through DNA barcodes. --- *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270: 313-321.
- Hellén, W. 1935: Fynd av Strepsiptera i Finland. — *Notulae Entomologicae* 15: 110–111.
- Hebert, P., Ratnasingham, S. & de Waard J. 2003a: Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. --- *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270: 96-99.
- Hernandez-Triana, L. M., Prosser, S. W., Rodriguez-Perez, M. A., Chaverri, L. G., Hebert, P. D. & Gregory, T. R. 2014: Recovery of DNA barcodes from blackfly museum specimens (Diptera: Simuliidae) using primer sets that target a variety of sequence lengths. — *Molecular Ecology Resources* 14: 508–518.
- Hofeneder, K. 1910: Mengenilla n. g. Chobauti n. sp. Eine neue Strepsiptere aus Nordafrika. *Bericht des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck* 31: 33–57.
- Holt, R. D. 1996: Food Webs in Space: An Island Biogeographic Perspective. --- Juk.: Polis, G. A. & Winemiller, K. O. (toim.), *Food Webs: Integration of Patterns & Dynamics*, 313-323. Springer US, Boston, MA.
- Hughes, D. P. & Kathirithamby, J. 2005: Cost of strepsipteran macroparasitism for immature wasps: does sociality modulate virulence? — *Oikos* 110: 428–434. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13791.x
- Hughes, D. P., Kathirithamby, J., Beani, L. & Turillazzi, S. 2004: Social wasps desert the colony and aggregate outside if parasitized: parasite manipulation? --- *Behavioral Ecology* 15: 1037-1043.
- Jůzová, K., Nakase, Y. & Straka, J. 2015: Host specialization and species diversity in the genus *Stylops* (Strepsiptera: Stylopidae), revealed by molecular phylogenetic analysis. — *Zoological Journal of the Linnean Society* 174: 228–243.
- Kathirithamby, J. & Engel, M. 2014: A revised key to the living and fossil families of Strepsiptera, with the description of a new family, Cretostylopidae. *Journal of the Kansas Entomological Society* 87: 385-388.
- Kathirithamby, J. & Hamilton, W. D. 1992: More covert sex: The elusive females of myrmecolacidae. — *Trends in Ecology & Evolution* 7: 349–351.
- Kathirithamby, J. 1989: Review of the Order Strepsiptera. — *Systematic Entomology* 14: 41–92.
- Kathirithamby, J. 2009: Host–Parasitoid Associations in Strepsiptera. — *Annual Review of Entomology* 54: 227–249.
- Kathirithamby, J. 2018a: Biodiversity of Strepsiptera. — In: Footitt, R. & Adler, P. (eds.), *Insect Biodiversity*, 673–703. John Wiley & Sons,

- Kathirithamby, J. 2018b: *Strepsiptera:Hosts*. — <https://www.hemiptera-databases.org/cgi-bin/strepsiptera.pl?db=strepsiptera&lang=en&card=hosts>. Vieraitsu 3.10.2018.
- Kathirithamby, J., Luke, B. M., Smith, D. S. & Lomas, M. B. 1984: Apolysis without ecdysis in larval development of a strepsipteran, *Elenchus tenuicornis* (Kirby). --- *Zoological Journal of the Linnean Society* 82: 335-343.
- Kifune, T. & Hirashima, Y. 1985: Nine new species of the genus *Stylops* (Strepsiptera: Stylopidae) parasitic on the genus *Andrena* (Hymenoptera: Andrenidae) of Japan (Studies on the Japanese Strepsiptera X). — *Esakia* 23: 155–163.
- Kifune, T. & Hirashima, Y. 1985: Nine new species of the genus *Stylops* (Strepsiptera: Stylopidae) parasitic on the genus *Andrena* (Hymenoptera: Andrenidae) of Japan (Studies on the Japanese Strepsiptera X). *Esakia* 23: 45–57.
- Kinzelbach, R. 1966: Zur Kopfmorphologie der Fächerflügler (Strepsiptera, Insecta). — *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie de Tiere* 84: 559–684.
- Kinzelbach, R. 1969: Bohartillidae, eine neue Familie der Fächerflügler (Insecta, Strepsiptera). -- *- Beitrage zur Neotropischen Fauna* 6: 92-102.
- Kinzelbach, R. 1970 – *Loania canadensis* n. gen. n. sp. und die Untergliederung der Callipharixenidae. *Senckenbergiana Biologica* 51: 99–107 [106].
- Kinzelbach, R. 1971: Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). — *Zoologica; scientific contributions of the New York Zoological Society* 41: 1–256.
- Kinzelbach, R. 1990: The systematic position of Strepsiptera. — *American Entomologist* 35: 292–303.
- Kirby, W. 1802: *Monographia Apum Angliae; or, an attempt to divide into their natural genera and families, such species of the Linnean genus Apis as have been discovered in England: with descriptions and observations. To which are prefixed some introductory remarks upon the class Hymenoptera, and a synoptical table of the nomenclature of the external parts of these Insects*. J. Raw, Ipswich, London.
- Kirby, W. 1813: VI. Strepsiptera, a new order of insects proposed: and the characters of the order, with those of its genera laid down. *Transactions of the Linnean Society of London* 11: 86–123.
- Kirby, W. 1815: XXI. Addendum to Strepsiptera (p. 86). *Transactions of the Linnean Society of London* 11: 233–234.
- Komonen, A., Penttilä, R., Lindgren, M. & Hanski, I. 2000: Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos* 90:119–126.



- Kristensen, N. P. 1981: Phylogeny of Insect Orders. — *Annual Review of Entomology* 26: 135–157.
- Kruess, A. & Tscharnkte, T. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264: 1581–1584.
- Kumar, S., Stecher, G. & Tamura, K. 2016: MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. — *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870–1874
- Lähteenaro, M. & Paukkunen, J. 2019: Kierresiipiset. --- Julk.: Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. (toim.) 2019. Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019: 509–512 Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus Helsinki.
- Lauterbach, G. 1954: Begattung und Larvengeburt bei den Strepsipteren. Zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stylops-Weibchen. — *Zeitschrift für Parasitenkunde* 16: 255–297.
- Lindberg, H. 1939: Der Parasitismus der auf Chloriona-Arten (Homoptera Cicadina) lebenden Strepsiptere Elenchinus chlorionae n.sp. sowie die Einwirkung derselben auf ihren Wirt. — *Acta Zoologie Fennica* 22: 179.
- Linsley, E. G. & MacSwain, J. W. 1957: Observations on the habits of *Stylops pacifica* Bohart. — *University of California publications in entomology* 11: 395–430.
- Löwe, S., Beutel, R. & Pohl, H. 2016: The female cephalothorax of *Stylops ovinae* Noskiewicz & Poluszyński, 1928 (Strepsiptera: Stylopidae). — *Arthropod Systematics and Phylogeny* 74: 65–81.
- Mäklin, F. W. 1866: Om Strepsiptera och deras förekommande i Finland. — *Öfversikt av Finska Vetenskaps Societetens Förhandlingar* 8: 84–92.
- McMahon, D. P. & Hayward, A. 2016: Why grow up? A perspective on insect strategies to avoid metamorphosis. — *Ecological Entomology* 41: 505–515.
- McMahon, D. P., Hayward, A. & Kathirithamby, J. 2011: The First Molecular Phylogeny of Strepsiptera (Insecta) Reveals an Early Burst of Molecular Evolution Correlated with the Transition to Endoparasitism. --- *PLOS ONE* 6: e21206. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021206>
- Niehuis, O., Hartig, G., Grath, S., Pohl, H., Lehmann, J., Tafer, H., Donath, A., Krauss, V., Eisenhardt, C., Hertel, J., Petersen, M., Mayer, C., Meusemann, K., Peters, Ralph S., Stadler, Peter F., Beutel, Rolf G., Bornberg-Bauer, E., McKenna, Duane D. & Misof, B. 2012: Genomic and Morphological Evidence Converge to Resolve the Enigma of Strepsiptera. --- *Current Biology* 22: 1309–1313.
- Ogloblin, A.A. 1939. The Strepsiptera parasites of ants. Julk.: International Congress of Entomology, Berlin 1938; 1277–1284.

- Paukkunen, J., Paappanen, J., Leinonen, R., Punttila, P., Pöyry, J., Raekunnas, M., Teräs, I., Vepsäläinen, K. & Vikberg, V. 2019: Myrkkypistiäiset --- Julk.: Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. (toim.) 2019. Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019: 451–465. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus Helsinki.
- Peeters, T., Nieuwenhuijsen, H., Smit, J., van der Meer, F., Raemakers, I., Heitmans, W., van Achterberg, C., Kwak, M., Loonstra, A., de Rond, J., Roos, M. & Reemer, M. 2012: De Nederlandse bijen (Hymenoptera: Apidae s.l.). --- Julk. Natuur van Nederland 11, Naturalis Biodiversity Center & European Invertebrate Survey - Nederland, Leiden.
- Peinert, M., Wipfler, B., Jetschke, G., Kleinteich, T., Gorb, S. N., Beutel, R. G. & Pohl, H. 2016: Traumatic insemination and female counter-adaptation in Strepsiptera (Insecta). --- Scientific Reports 6: 25052. doi: 10.1038/srep25052
- Pekkarinen, A. & Raatikainen, M. 1973: The Strepsiptera of Eastern Fennoscandia. — *Notulae Entomologicae* 53: 1–10.
- Pekkarinen, A. 1971: Twisted winged parasites (Strepsiptera) of bees (Hym., Apidae) in Finland. — *Acta Entomologica Fennica* 28: 40–41.
- Pekkarinen, A. 1984: A check list of the Finnish insects Small orders: Strepsiptera. — *Notulae Entomologicae* 64: 23.
- Pekkarinen, A. 1997: Parasitism of Stylops (Strepsiptera, Stylopidae) in poly- and oligolectic *Andrena* hosts (Hymenoptera, Apoidea). — *Entomologie Fennica* 8: 109–111.
- Pérez, J. 1886: Des effets du parasitisme des Stylops sur les apiaries du genre *Andrena*. — *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* 40: 21–60.
- Perkins, R. 1905: Leafhoppers and their natural enemies (Pt. III Stylopidae). Report of Work of the Experimental Station, *Hawaiian Sugar Planters Association* 1: 91–109.
- Perkins, R. C. L. 1918 Synopsis of British Strepsiptera of the genus *Stylops* and *Halictoxenus*. — *Entomologist's monthly Magazine* 54: 67–76.
- Pierce, W. D. 1908: A preliminary review of the classification of the order Strepsiptera. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 9: 75–85
- Pierce, W. D. 1909: A monographic revision of the twisted winged insects comprising the order Strepsiptera. — *Bulletin of the United States National Museum* 66: 1–232.
- Pohl, H. & Beutel, R. G. 2013: The Strepsiptera–Odyssey: the history of the systematic placement of an enigmatic parasitic insect order. — *Entomologia* 1: e4. doi: <https://doi.org/10.4081/entomologia.2013.e4>
- Pohl, H. & Beutel, R. G. 2008: The evolution of Strepsiptera (Hexapoda). — *Zoology* 111: 318–338.

- Pohl, H. & Beutel, R.: 2016: †*Kinzelbachilla ellenbergeri* – a new ancestral species, genus and family of Strepsiptera (Insecta). *Systematic Entomology* 41: 287-297.
- Raatikainen, M. & Heikinheimo, O. 1973: The flying times of Strepsiptera males at different latitudes in Finland. — *Annales Entomologici Fennici* 22–25.
- Raatikainen, M. 1966: The effect of different sexes of the parasite *Enlenchus tenuicornis* (Kirby) on the morphology of the adult *Javasella pellucida* (F.) (Hom., Delphacidae). — *Annales Entomologie Fennici* 32: 138–146.
- Raatikainen, M. 1967: *Bionomics, enemies and population dynamics of Javesella pellucida* (F.) (Hom., Delphacidae) = *Viljakaskaan bionomiasta, viholisista ja runsaudenvaihtelusta*. — — väitöskirjat, Maatalouden tutkimuskeskus, Helsinki.
- Reichert, A. 1914: Aus der Wochenstube einer Strepsipteren-Mutter. *Entomologisches Jahrbuch* 23: 148–152.
- Rösch, P. 1913: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Strepsipteren. — *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft* 50:97–146.
- Salt, G. 1927: The effects of stylopization on aculeate hymenoptera. — *Journal of Experimental Zoology* 48: 223–331.
- Salt, G. 1931: A further study of the effects of stylopization on wasps. — *Journal of Experimental Zoology* 59: 133–166.
- Saunders, S. 1872: Stylopidarum, ordinem Strepsipterorum Kirbii constituentium, mihi tamen potius Coleopterorum Familiae, Rhipiphoridis Meloidisque propinquae, Monographia. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 1872: 1–48.
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. & Flook, P. 1994: Evolution, Weighting, and Phylogenetic Utility of Mitochondrial Gene Sequences and a Compilation of Conserved Polymerase Chain Reaction Primers. — *Annals of the Entomological Society of America* 87: 651–701.
- Söderman, G. 2010. Kierresiipiset. --- Julk.: Rassi, P., Hyvärinen, E., Juslén, A. & Mannerkoski, I. (toim.). Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2010: 505–507. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Straka, J., Batelka, J. & Malenovský, I. 2017: Strepsiptera (řasnokřídli). --- Julk.: Hejda, R., Farkač, J. & Chobot, K. (toim.) 2017. Red List of Threatened Species of the Czech Republic: Invertebrates: 175–176. Nature Conservation Agency of the Czech Republic Praha
- Straka, J., Juzova, K. & Nakase, Y. 2015: Nomenclature and taxonomy of the genus *Stylops* (Strepsiptera): an annotated preliminary world checklist. — *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 55: 305–332.

- Straka, J., Rezkova, K., Batelka, J. & Kratochvíl, L. 2011: Early nest emergence of females parasitised by Strepsiptera in protandrous bees (Hymenoptera Andrenidae). — *Ethology Ecology & Evolution* 23: 97–109.
- Strambi, A., & Strambi, C. 1973. Influence du développement du parasite *Xenos vesparum* Rossi (Insecte, Strepsitére) sur le système neuroendocrinien des femelles de *Polistes* (Hyménoptère, Vespidae) au début de leur vie imaginale. — *Archives d'Anatomie Microscopique* 62:39–54.
- Theobald, F.V. 1892: Stylopized bees. *Entomologist's Monthly Magazine* 28: 40–42.
- Tibbetts, E. A. & Dale, J. 2004: A socially enforced signal of quality in a paper wasp. — *Nature* 432: 218–222.
- Tibbetts, E. A., Skaldina, O., Zhao, V., Toth, A. L., Skaldin, M., Beani, L. & Dale, J. 2011: Geographic variation in the status signals of *Polistes dominulus* paper wasps. — *PloS one* 6: e28173–e28173. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028173>
- Van Alphen, J. J. M. & Visser, M. E. 1990: Superparasitism as an Adaptive Strategy for Insect Parasitoids. — *Annual Review of Entomology* 35: 59–79.
- Vannini, L., Carapelli, A., Frati, F. & Beani, L. 2008: Non-sibling parasites (Strepsiptera) develop together in the same paper wasp. — *Parasitology* 135: 705–713.
- Walter, G. H. 1983: 'Divergent male ontogenies' in Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea): a simplified classification and a suggested evolutionary sequence. — *Biological Journal of the Linnean Society* 19: 63–82.

## 8. Liitteet

### Liite 1. Kotka-tietokantaan tallennetut tutkimuksen näytteet

Tarkat tiedot näytteistä löytyvät Kotka-tietokannasta. Jokaisella näytteellä on oma sivu, joka löytyy laittamalla osoitteen <http://id.luomus.fi/> tunnuksen eteen. Esimerkiksi <http://id.luomus.fi/KZ.1>.

KZ.1, KZ.2, KZ.3, KZ.4, KZ.5, KZ.6, KZ.7, KZ.8, KZ.9, KZ.10, KZ.11, KZ.12, KZ.13, KZ.14, KZ.15, KZ.16, KZ.17, KZ.18, KZ.19, KZ.20, KZ.21, KZ.22, KZ.23, KZ.24, KZ.25, KZ.26, KZ.27, KZ.28, KZ.29, KZ.30, KZ.31, KZ.32, KZ.33, KZ.34, KZ.35, KZ.36, KZ.37, KZ.38, KZ.39, KZ.40, KZ.41, KZ.42, KZ.43, KZ.44, KZ.45, KZ.46, KZ.47, KZ.48, KZ.49, KZ.50, KZ.51, KZ.52, KZ.53, KZ.54, KZ.55, KZ.56, KZ.57, KZ.58, KZ.59, KZ.60, KZ.61, KZ.62, KZ.63, KZ.64, KZ.65, KZ.66, KZ.67, KZ.68, KZ.69, KZ.70, KZ.71, KZ.72, KZ.73, KZ.74, KZ.75, KZ.76, KZ.77, KZ.78, KZ.79, KZ.80, KZ.81, KZ.82, KZ.83, KZ.84, KZ.85, KZ.86, KZ.87, KZ.102, KZ.103, KZ.104, KZ.105, KZ.106, KZ.107, KZ.108, KZ.109, KZ.110, KZ.111, KZ.112, KZ.113, KZ.114, KZ.115, KZ.116, KZ.117, KZ.118, KZ.119, KZ.186, KZ.189, KZ.190, KZ.191, KZ.192, KZ.193, KZ.194, KZ.195, KZ.196, KZ.197, KZ.198, KZ.199, KZ.200, KZ.201, KZ.202, KZ.203, KZ.204, KZ.205, KZ.170, KZ.3014, KZ.3015, KZ.3016, KZ.3017, KZ.3018, KZ.3019, KZ.3020, KZ.3021, KZ.302, KZ.124, KZ.141, KZ.138, KZ.140, KZ.142, KZ.143, KZ.144, KZ.145, KZ.146, KZ.147, KZ.148, KZ.149, KZ.150, KZ.151, KZ.152, KZ.153, KZ.154, KZ.155, KZ.156, KZ.157, KZ.158, KZ.169, KZ.125, KZ.126, KZ.128, KZ.129, KZ.130, KZ.131, KZ.132, KZ.133, KZ.134, KZ.135, KZ.136, KZ.137, KZ.139, KZ.159, KZ.160, KZ.161, KZ.120, KZ.121, KZ.122, KZ.123, KZ.162, KZ.163, KZ.3025, KZ.5332, KZ.5599, KZ.5600, KZ.5601, KZ.5607, KZ.5608, KZ.5614, KZ.5616, KZ.5620, KZ.5622, KZ.5625, KZ.5626, KZ.5627, KZ.5628, KZ.5629, KZ.5630, KZ.5631, KZ.5632, KZ.5633, KZ.5634, KZ.5635, KZ.5636, KZ.5637, KZ.5638, KZ.5639, KZ.5640, KZ.5641

Liite 2. Tarton yliopistosta lainatut näytteet

Tunniste	Maa	Maakunta	Paikkakunta	Keräyspäivämäärä	Leg.	Sukupuoli	Kehitysvaihe	Laji
TUZ054911	Estonia	Lääne-Viru maakond	Palasi	6.1.2016	Villu Soon	Naaras	Aikuinen	<i>Stylops japonicus</i>
TUZ054912	Estonia	Lääne-Viru maakond	Obja	6.2.2016	Villu Soon	Naaras	Aikuinen	<i>Stylops japonicus</i>
TUZ054913	Estonia	Lääne-Viru maakond	Obja	6.2.2016	Villu Soon	Naaras	Aikuinen	<i>Stylops japonicus</i>
TUZ117762	Estonia	Võru maakond	Osula	7.4.2017	Villu Soon	Naaras	Aikuinen	<i>Stylops japonicus</i>
TUZ075387	Estonia	Viljandi maakond	Sudiste, liivakarjäär	5.1.2017	Villu Soon	Naaras	Aikuinen	<i>Stylops ater</i>
TUZ120330	Estonia	Tartu maakond	Tartu, Kalmistu paljand	4.7.2018	Villu Soon	Koiras	Aikuinen	<i>Stylops ater</i>
TUZ054822	Estonia	Lääne maakond	Esivere	23.6.2016	Villu Soon	Naaras	Aikuinen	<i>Stylops nevinsoni</i>

### Liite 3. Morfologisen tarkastelun näytteet

Kotka tietokannasta löytyvät morfologiseen tarkasteluun otetut näytteet:

KZ.110, KZ.49, KZ.45, KZ.47, KZ.81, KZ.82, KZ.33, KZ.24, KZ.42, KZ.170, KZ.169, KZ.6, KZ.7, KZ.9, KZ.162, KZ.192, KZ.163, KZ.53, KZ.64, KZ.72, KZ.67, KZ.121,

Näytteiden tietoja pääse katsomaan lisäämällä osoitteen <http://id.luomus.fi/> näytteen tunnuksen eteen. Esimerkiksi <http://id.luomus.fi/KZ.110>.

Liite 4. Morfologisten mittausten tuloksia

**Morfologisten piirteiden mittojen keskiarvot (mm)**

Isäntälajiryhmä	CeP	LSV	PP	PL	SAL	SuAL	MnbV	TTL
ex. <i>Melandrena</i>	1,570	1,239	0,270	0,685	0,513	0,119	0,190	0,931
ex. <i>Andrena fucata</i>	1,243	1,032	0,226	0,586	0,430	0,082	0,142	0,785
ex. <i>Andrena lapponica</i> A	1,223	0,997	0,246	0,549	0,488	0,077	0,140	0,750
ex. <i>Andrena lapponica</i> B	1,413	1,134	0,269	0,627	0,520	0,088	0,161	0,892
ex. <i>Taeniandrena</i>	1,166	0,976	0,305	0,546	0,498	0,078	0,283	0,732
ex. <i>Andrena minutuloides</i>	0,747	0,616	0,151	0,361	0,276	0,060	0,083	0,455
ex. <i>Andrena fuscipes</i>	0,964	1,026	0,198	0,608	0,436	0,068	0,136	0,827

**Morfologisten piirteiden suhteiden keskiarvot**

Isäntälajiryhmä	SAL/PL	LSV/MnbV	PL/PP	LSVs/CeP
ex. <i>Melandrena</i>	0,754	6,574	2,547	0,791
ex. <i>Andrena fucata</i>	0,735	7,342	2,818	0,837
ex. <i>Andrena lapponica</i> A	0,889	7,125	2,248	0,819
ex. <i>Andrena lapponica</i> B	0,832	7,065	2,342	0,802
ex. <i>Taeniandrena</i>	0,911	5,251	2,001	0,837
ex. <i>Andrena minutuloides</i>	0,766	7,429	2,386	0,825
ex. <i>Andrena fuscipes</i>	0,720	7,619	3,071	1,069